Untersuchungen

zur

Morphologie der Fischrippen.

Habilitationsschrift

der

medicinischen Fakultät der Ruprecht-Carolinischen Universität Heidelberg

zur

Erlangung der venia legendi

vorgelegt

von

Dr. Ernst Göppert

Assistent am anatomischen Institut in Heidelberg.

Mit 4 Tafeln und 21 Figuren im Text.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1895.

Untersuchungen

zur

Morphologie der Fischrippen.

Habilitationsschrift

der

medicinischen Fakultät der Ruprecht-Carolinischen Universität Heidelberg

zur

Erlangung der venia legendi

vorgelegt

von

Dr. Ernst Göppert

Assistent am anatomischen Institut in Heidelberg.

Mit 4 Tafeln und 21 Figuren im Text.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1895.

K

(Separat-Abdruck aus: Morpholog. Jahrbuch. XXIII. Band, Heft 2.)

I. Theil.

Die Homologieverhältnisse der Fischrippen.

Die Morphologie der Fischrippen ist schon so vielfach behandelt worden, dass ein Blick auf die Anzahl der einschlägigen Arbeiten und auf die Namen ihrer Verfasser eine erneute Prüfung überflüssig erscheinen lassen könnte. Eine genauere Bekanntschaft mit der Litteratur zeigt jedoch zwischen den Autoren weitgehende Verschiedenheiten in den Befunden und ihrer Beurtheilung.

Zunächst sind lange Zeit die Homologieverhältnisse der Fischrippen Gegenstand der Diskussion gewesen.

Bekanntlich finden sich die Rippen bei den Fischen in zwei verschiedenen Zuständen vor. Sie liegen zwar stets in den transversalen Myosepten[1]. Bei den meisten Ganoiden, den Dipnoern und Teleostiern, finden sie sich aber in den medialen Rändern derselben in unmittelbarer Nachbarschaft des Peritoneums, bei den Selachiern, wenigstens den Squaliden, dagegen an den Kreuzungslinien der Transversalsepten und der horizontalen, dorsale und ventrale Seitenmuskulatur von einander trennenden Scheidewände.

---

[1] Die die Stammesmuskulatur durchsetzenden Scheidewände werden folgendermaßen unterschieden: die einzelnen Myomeren werden von einander gesondert durch die transversalen Septen. Dorsale und ventrale Muskulatur scheidet jederseits das horizontale Septum. Die beiderseitigen Hälften der Stammesmuskulatur trennt ein dorsales und ein ventrales sagittales Septum.

Trotz dieser Verschiedenheit homologisiren eine Reihe von Forschern die Selachierrippe mit der der übrigen Fische. Der Unterschied in der Lage beider braucht in der That nicht so bedeutsam zu erscheinen, wenn man berücksichtigt, dass eine nur geringe Verschiebung innerhalb der Transversalsepten genügen würde, die Rippen aus der einen Lage in die andere überzuführen. Ein Zwischenzustand scheint sich sogar bei Lepidosteus zu finden. Die Rippen halten sich hier nicht in ihrem ganzen Verlauf an den medialen Rand der queren Septen, sondern dringen in dieselben ein.

Auf dem Boden dieser Beurtheilungsweise stehen Hasse und Born (XI[1]), Balfour und Parker (I), Grassi (X). Auch Gegenbaur trat in seiner Arbeit über die Wirbelsäule von Lepidosteus (VII) für sie ein. Später jedoch, in seiner Kritik zu Goette's »Entwicklungsgeschichte der Unke« (VIII), erkennt er die Möglichkeit einer Verschiedenheit der verschieden gelagerten Rippenbildungen an. Er fordert aber die Erforschung des Grundes der bestehenden Differenzen (pag. 314).

Auf der anderen Seite vertritt vor Allem Goette (IX) die Zweiheit der Rippenbildungen bei den Fischen. Er scheidet gemäß ihrer Lagerung untere Rippen oder Pleuralbögen von den oberen Rippen, die er mit engerer Fassung des Namens als Rippen schlechthin bezeichnet. Hatschek (XII), Rabl (XV), Wiedersheim (XVII), Baur (III) schließen sich ihm an[2].

Die Verschiedenheit der Lage ist also nach den eben genannten Forschern ein wesentliches Kriterium für die Auffassung der Rippenbildungen[3]. Gelegentliche Übereinstimmungen in der Lage zwischen

---

[1] Die römischen Zahlen hinter den Autorennamen verweisen auf das Litteraturverzeichnis am Schluss der Arbeit.

[2] Bereits August Müller (XIII) erkannte in seinen »Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule« die Wichtigkeit der Lagerung der Rippen und Gräten innerhalb der Muskulatur für die Beurtheilung dieser Theile.

[3] Leider war es mir nicht möglich, mir die Arbeit Dollo's: Sur la morphologie des côtes (V) zu verschaffen. Auch Dollo scheint den eben genannten Autoren sich anzuschließen, wie ich aus folgendem Satz seiner Arbeit: »Sur la morphologie de la colonne vertébrale« (VI) entnehme (pag. 14): Chez certains poissons, à l'état adulte, il y a, à droite et à gauche de chaque vertèbre, deux éléments unicipitaux indépendants superposés dorso-ventralement: l'élément dorsal, c'est la côte; l'element ventral, c'est l'haemapophyse, puisqu'il passe graduellement aux haemapophyses typique, quand on se dirige vers la queue.

oberen Rippen und Pleuralbögen erklären sich durch sekundäre Verschiebungen innerhalb der Muskulatur (GOETTE).

Von Wichtigkeit schien für diese Auffassungsweise das Verhalten der Rippen am Übergang vom Rumpf zum Schwanz zu sein. Wir beobachten in der Reihe der Fische eine Verkürzung des Bereichs der Leibeshöhle, die allmählich ursprüngliche Rumpfwirbel der Schwanzregion zuweist und zu Schwanzwirbeln werden lässt (vgl. GEGENBAUR VII und VIII), dabei ändert sich das Verhalten der einzelnen Theile des Wirbels, die Pleuralbögen der Ganoiden und Dipnoer schließen sich zu den Hämalbögen zusammen. Bei den Teleostiern glaubte GOETTE mit AUGUST MÜLLER (XIII) gleichfalls eine Betheiligung der Pleuralbögen an der Hämalbogenbildung annehmen zu müssen. Für die oberen Rippen der Selachier dagegen gilt etwas Derartiges nach GOETTE nicht. Hierin könnte man also den Ausdruck einer Verschiedenheit der Selachierrippe von der Rippe der übrigen Fische erkennen. Nun wird aber die GOETTE'sche Beurtheilung der unteren Bögen der Knochenfische von anderer Seite entschieden bestritten, so von GEGENBAUR und GRASSI, welche die Anschauung JOHANNES MÜLLER's (XIV) theilen, dass die Hämalbögen der Knochenfische allein von den Basalstümpfen ohne Betheiligung der Rippen (Pleuralbögen) gebildet werden. Andererseits behaupteten BALFOUR und PARKER für die Selachier eine gleiche Genese der caudalen unteren Bögen, wie sie GOETTE für die Teleostier annahm. Demnach wird man vor der Hand auf das Verhalten der Rippen am Rumpf-Schwanzübergang keinen besonderen Werth legen können.

Entscheidende Bedeutung für die Lösung der vorliegenden Frage würde aber der Nachweis eines gleichzeitigen Vorkommens beider Zustände der Rippen in einem Segment haben. Dies scheint nun, wie schon GOETTE, dann auch HATSCHEK, RABL und BAUR darlegen, bei Polypterus der Fall zu sein. Hier trägt jeder Rumpfwirbel erstens ein Paar von Knochenspangen, die in ihrer Lagerung mit den Selachierrippen übereinstimmen, außerdem aber noch typische »Pleuralbögen«. Das Gleiche scheint nun auch bei Knochenfischen vorzukommen. Dies zeigt möglicherweise eine vielfach übersehene Beobachtung BRUCH's (IV), dass bei Salmoniden und Clupeiden außer den Pleuralbögen (unteren Rippen) Knorpelstücke vorkommen, die in der Nähe der Seitenlinie innerhalb der transversalen Myosepten liegen. Ihr Entdecker nannte sie »Cartilagines intermusculares«. Dieser Befund gewinnt dadurch an Bedeutung, dass GOETTE auch

bei Monacanthus penicilligerus, einem Plectognathen, theilweise knorplig gebildete »Selachierrippen« nachweisen konnte.

Bei Berücksichtigung dieser Thatsachen wird man sich der Goette'schen Auffassung der Rippen zuneigen und mit ihm obere und untere Rippen oder Pleuralbögen unterscheiden. Es fehlt aber noch für die oberen Rippen der Crossopterygier der entwicklungsgeschichtliche Nachweis ihrer Homologie mit der Selachierrippe, wie Goette bereits erkannt hat. So lange ihre Zugehörigkeit zum primordialen Skelet nicht erwiesen ist, wird man die Möglichkeit nicht bestreiten können, dass sie bloße Sehnenverknöcherungen oder Fleischgräten darstellen (A. Müller). Zweitens scheint die Bedeutung des Befundes bei Monacanthus nicht über allen Zweifel erhaben, da hier untere Rippen neben den knorpelhaltigen Rippenbildungen fehlen. Endlich ist der Nachweis noch nicht erbracht, dass die Bruch'schen »Cartilagines intermusculares« den Selachierrippen wirklich zu homologisiren sind.

An den damit bezeichneten Punkten hat also eine weitere Bearbeitung der Morphologie der Fischrippen zunächst einzusetzen.

a. Die Rippen der Crossopterygier.

Wir beginnen unsere Untersuchung bei den *Crossopterygiern*. Zunächst wollen wir uns eine Übersicht über das Verhalten der Rippen bei *Polypterus* verschaffen.

Bereits oben ist auf die bekannte Thatsache hingewiesen worden, dass hier jeder Rumpfwirbel zwei Rippenbildungen jederseits trägt. An den Enden starker Querfortsätze der knöchernen Wirbelkörper sind die oberen Rippen beweglich befestigt. An der Ventralseite der Querfortsatzbasis heften sich die unteren Rippen an.

Beide Rippenpaare liegen in den transversalen Myosepten. Das ventrale Paar findet sich in den medialen Rändern derselben unmittelbar nach außen vom Peritoneum, entspricht also den Pleuralbögen der Teleostier. Das dorsale Paar ist dem horizontalen Myoseptum derart angeschlossen, dass es in die dorsale Hälfte des transversalen Septums hineinragt. Es findet sich also in der Lagerung der Selachierrippe. Präparirt man die Septen sammt den Rippen frei, so beobachtet man, dass auch die ventralen Theile der Transversalsepten an die oberen Rippen angeheftet sind.

In der vorderen Rumpfhälfte sind die oberen Rippen stark entwickelt, die unteren stellen dagegen nur kurze Stümpfe vor. Weiter

caudalwärts dreht sich dieses Verhältnis allmählich um. Im hinteren Theil des Rumpfes sind die unteren Rippen länger als die oberen. Am Anfang des Schwanzes schwinden die letzteren schließlich ganz, während die unteren sich zu den Hämalbögen zusammenschließen. Gleichzeitig hiermit ändert sich der Körperquerschnitt. Vorn erscheint der Körper in dorso-ventraler Richtung etwas abgeplattet, hinten wird der dorso-ventrale Durchmesser länger, der transversale verhältnismäßig schmaler.

Fanden wir bei Polypterus die vorderen unteren Rippen (Pleuralbögen) schwach entwickelt, so sehen wir, dass sie bei *Calamoichthys Calabaricus* Smith. in den vorderen Theilen des Körpers ganz fehlen. Hier finden sich allein die oberen Rippen. Nur in den hinteren Theilen des Rumpfes sind beide Rippenbildungen neben einander vorhanden. Am Schwanz gehen die unteren in die Hämalbögen über.

Wenn man die Stellung von Calamoichthys zu Polypterus im System berücksichtigt, wird man nicht lange im Zweifel darüber sein, ob die vorderen Pleuralbögen der Crossopterygier im Entstehen oder in Rückbildung begriffene Theile darstellen. Calamoichthys ist die jüngere Form. Das zeigt u. A. der Mangel einer Hinterflosse, die Polypterus noch besitzt. In gleicher Weise hat Calamoichthys in dem vorderen Theil des Rumpfes die Pleuralbögen eingebüßt, die sich noch bei Polypterus allerdings bereits in reducirtem Verhalten vorfinden.

Wieder beobachten wir, dass sich mit dem Verhalten der Rippen auch die Form des Körperquerschnittes ändert. Vorn überwiegt der transversale, hinten der dorso-ventrale Durchmesser (vgl. Fig. VII pag. 54 und Fig. VIII pag. 55).

An einer Querschnittsserie durch einen jungen, 12 cm langen Calamoichthys, den mir Herr Dr. Klaatsch freundlichst zur Verfügung stellte, untersuchen wir jetzt die vorderen Rumpftheile genauer. Von jedem Wirbelkörper geht hier jederseits, ähnlich wie bei Polypterus, ein starker Querfortsatz aus, der etwa die doppelte Länge des Querdurchmessers des Wirbelkörpers besitzt. Die Querfortsätze ziehen lateral- und etwas ventralwärts zum medialen Rand des horizontalen Myoseptums und reichen sogar noch ein kurzes Stück in dasselbe hinein. Sie sind zum größten Theil knöchern. In ihrem lateralen Theil umschließen sie einen von Fettzellen ausgefüllten Markraum. In ihrer Basis liegt eine nicht unbeträchtliche Masse hyalinen Knorpels. Dieser sitzt unmittelbar der Elastica der Chorda dorsalis auf und hängt durch eine schmale Knorpelbrücke

seitlich von der Chorda mit Knorpelgewebe zusammen, das in der Basis der knöchernen Neuralbögen eingeschlossen liegt. Das ganze Verhalten der Querfortsätze zeigt sie als Homologa der Basalstümpfe der übrigen Fische.

Es sei hier erwähnt, dass ventral von den Basalstümpfen, wie wir nun in Zukunft die Querfortsätze bezeichnen wollen, zwei kurze knöcherne Fortsätze vom Wirbelkörper entspringen, die gabelartig die Aorta von der Dorsalseite her umfassen. Sie sind ventral fortgesetzt durch Bindegewebszüge, die die Aortenwand umziehen (vgl. Fig. I pag. 9).

An die Enden der Basalstümpfe sind die oberen Rippen befestigt. Die Verbindung vermittelt ein starkes Band, das aus parallel zu einander verlaufenden Fasern mit zahlreichen dazwischen angeordneten spindelförmigen Kernen besteht. Die Fasern des Ligamentes senken sich in die Knochensubstanz des Basalstumpfes und die der Rippe ein.

Die oberen Rippen sind eben so wie bei Polypterus der Dorsalseite des horizontalen Septums angefügt; sie sind also in erster Linie Stützen der dorsalen Seitenrumpfmuskulatur (Fig. VII pag. 54 *O.R*). Von der Ventralseite her befestigen sich aber, entsprechend der ganzen Ausdehnung der Rippen, die ventralen Transversalsepten am horizontalen Septum. Auch diesen dienen also die oberen Rippen als Halt. Das Ende jeder Rippe gehört sogar ausschließlich der ventralen Muskulatur an. Nachdem nämlich das Ende der Rippe den Grund der Furche erreicht hat, die an der Seitenlinie zwischen dorsale und ventrale Rumpfmuskulatur eindringt (Fig. VII), so folgt es noch auf eine allerdings kurze Strecke der Oberfläche der ventralen Muskulatur und hat hier jede Beziehung zur dorsalen Muskulatur aufgegeben. Das Rippenende selbst besitzt eine leichte kolbige Anschwellung (Fig. 1 Taf. XIII *O.R*). Es ist fest mit den Fasern der Cutis verbunden, die in das Knochengewebe des Rippenendes eindringen. Außerdem ziehen Bindegewebsfasern, die im Rippenende wurzeln, in die benachbarte Knochenplatte (*K*) des Hautpanzers.

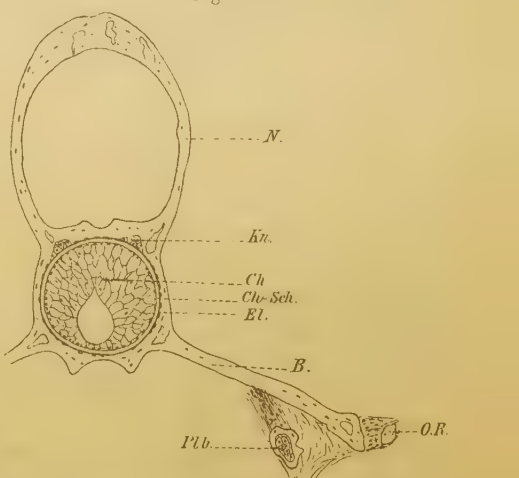
Die oberen Rippen stellen in ihrem Anfangsstück massive Knochenstäbe vor. Weiter lateral treten in ihnen Markräume auf. Ihr distales Ende umschließt endlich einen Kern von hyalinem Knorpel (Fig. 1). Dieser Befund beweist unzweideutig, dass die obere Rippe der Crossopterygier wirklich dem primären Skelet angehört und der Selachierrippe homologisirt werden muss. Wir haben

also bei den Crossopterygiern in der That zwei verschiedene knorplig präformirte Rippenbildungen gleichzeitig an einem Wirbel.

Die oberen Rippen finden sich im ganzen Bereich des Rumpfes. Sie gehen nicht auf den Schwanz über. An den vier letzten Segmenten des Rumpfes stehen sie nicht mehr in direkter Verbindung mit den Basalstumpfenden. Sie sind hier rudimentär und entsprechen ihrer Lage und Ausdehnung nach nur noch den lateralen Theilen der vorderen Rippen. In den beiden letzten Rumpfsegmenten fanden sich die Rippen nur noch einseitig vor. Aber auch hier enthielten sie noch den Knorpelkern.

Was nun die unteren Rippen oder Pleuralbögen (Fig. I und VIII pag. 55 *Plb*) anlangt, so ist bereits oben über ihr Vorkommen berichtet. Die vordersten entspringen von der Unterseite der Basalstumpfmitte (*B*). Je mehr wir uns dem Schwanz nähern, desto mehr verschiebt sich ihr Ursprung medianwärts. Schließlich gehen sie von Vorsprüngen der Basalstümpfe aus, die den oben erwähnten ventralen Höckern der vorderen Wirbel entsprechen (vgl. Fig. I u. II). Diese die unteren Rippen tragenden Vorsprünge umschließen Knorpel, der mit dem übrigen Basalstumpfknorpel zusammenhängt. Eben so finden wir im proximalen Theil der unteren Rippe hyalinen Knorpel, der äußerlich von einer Knochenschale umschlossen ist. Das freie Ende der Rippen ist rein knöchern.

Fig. I.

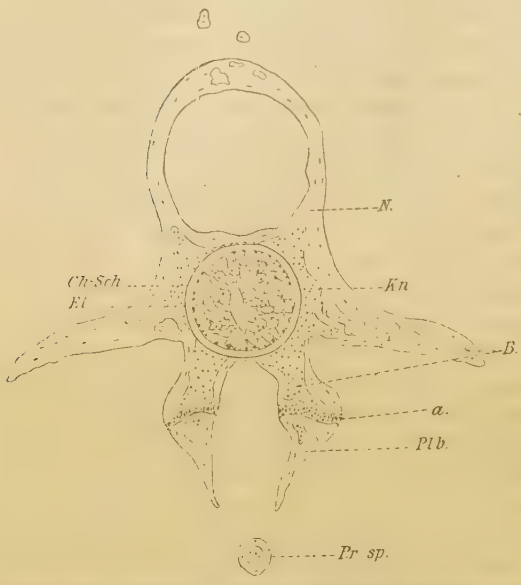


Calamoichthys Calabaricus. Querschnitt durch einen Wirbelkörper der hinteren Rumpfhälfte. 57/1. *Kn* Knorpel in der Basis der Neuralbögen (*N*). Für alle übrigen Bezeichnungen s. die Tafelerklärung pag. 73.

Die ventralen Rippen sind an die Basalstümpfe durch Ligamente befestigt, deren einander parallel verlaufende Fibrillen in den Knochen-

überzug beider Skelettheile eingelassen sind. An dem letzten Rumpfwirbel ändert sich dieses Verhalten etwas. Das Band zwischen Rippe und Basalstumpf enthält zahlreichere Zellen. Die Fibrillen verlaufen weniger genau parallel zu einander als vorn. Sie durchkreuzen sich in unregelmäßiger Weise. An den ersten Schwanzwirbeln sind nun die der unteren Rippe und dem Basalstumpf entsprechenden Theile des Hämalbogens (Fig. II *B* und *Plb*) an den einander zugekehrten Enden nicht vollständig von Knochen überzogen. Die knorplige Grundlage derselben kommt damit in Berührung mit dem Verbindungsgewebe. Zwischen beiden beobachten wir einen so allmählichen Übergang und innigen Zusammenhang, dass wir nicht daran zweifeln können, dass das Zwischengewebe aus hyalinem Knorpel durch einen fibrillären Zerfall der Intercellularsubstanz hervorgegangen ist. Da andererseits der sich hier findende Zustand des Zwischengewebes durch allmähliche Übergänge verknüpft wird mit dem Verhalten der Ligamente, die vorn Basalstumpf und untere Rippen zusammenhalten, so ist wohl der Schluss gerechtfertigt, dass ursprünglich beide Skelettheile kontinuirlich zusammenhängen und erst später von einander getrennt werden. Endlich werden die oberen Rippen und die Basalstümpfe in gleicher Weise mit einander verbunden, wie letztere mit den unteren Rippen. Die

Fig. II.



Calamoichthys Calabaricus. Querschnitt durch den zweiten Schwanzwirbel. 57/1. *a* Verbindung zwischen dem, einem Basalstumpf (*B*) und dem, einem Pleuralbogen (*Plb*) entsprechenden Theil des Hämalbogens. *Kn* Knorpel des Neuralbogens und des Basalstumpfes, lateral von der Chorda mit einander zusammenhängend. *Pr.sp* Processus spinosus des vorhergehenden Hämalbogens. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

ontogenetische Einheit auch dieser Rippen mit den Basalstümpfen wird als möglich erachtet werden müssen.

Die übrigen *Ganoiden* und die *Dipnoer* besitzen bekanntlich ausschließlich untere Rippen (Pleuralbögen), die am Schwanz zusammen mit den Basalstümpfen die Hämalbögen bilden. Die Verhältnisse sind zur Genüge bekannt, so dass ich mich hier nicht aufzuhalten brauche. Erwähnen will ich nur, dass, wie bereits Balfour und Parker darstellen, die Enden der Pleuralbögen bei *Lepidosteus* in die ventrale Muskulatur eindringen, sich also vom Peritoneum entfernen. Sie sind jederseits mit einander durch ein Septum verbunden, das die ventrale Muskulatur in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt scheidet. Dieses Verhalten kann die Beurtheilung der Rippen als Pleuralbögen nicht beeinflussen, da sie sich in allen übrigen Punkten denjenigen der anderen Fische völlig gleich verhalten.

b. Die Rippen der Selachier.

Im Gegensatz zu Dipnoern und Ganoiden finden wir bei den *Selachiern* nur obere Rippen, die an den Basalstümpfen befestigt sind. Pleuralbögen fehlen ihnen. Es fragt sich aber, ob solche nicht ihren Vorfahren zukamen. Goette fand nämlich bei *Carcharias* die Enden der besonders langen Basalstümpfe der hinteren Rumpf- und der vorderen Schwanzregion mehrfach abgegliedert. Etwas Ähnliches fand sich bei einem von mir untersuchten Exemplar von *Cestracion Philippi*. Hier saß am 12. Schwanzwirbel dem Ende des Basalstumpfes der linken Seite ein kleines Knorpelstück beweglich auf. (Erst am 16. Schwanzwirbel fanden sich geschlossene Hämalbögen.)

Man kann nun diese Befunde auch als den Beginn einer Pleuralbogenbildung auffassen. Die Abgliederungen finden sich aber gerade an Stellen, an welchen die Pleuralbögen im Allgemeinen schwächer entfaltet sind, als weiter vorn, andererseits eher zu einer Verschmelzung mit den Basalstümpfen neigen als zu einer Trennung von ihnen. Wir werden daher mit größerem Recht, dem Vorgang Goette's folgend, die betreffenden Stücke als Reste von Pleuralbögen auffassen, die früher stärker entwickelt waren und der Rückbildung verfielen. In dieser Anschauung werden wir bestärkt durch eine

von Gegenbaur gleichfalls bei einem *Cestracion* gemachte Beobachtung (VII, pag. 409). Gegenbaur fand dort unmittelbar vor dem ersten geschlossenen Hämalbogen in vier Segmenten je ein unpaares Knorpelstück vor, das seiner Lage nach genau dem Schlussstück der Hämalbögen entsprach. Dieser Befund weist meines Erachtens darauf hin, dass im Bereich des unteren Bogensystems Rückbildungen eingetreten sind, dass demnach in diesem System bei den Selachiern keine ursprünglichen Verhältnisse mehr vorliegen.

Es ist also wahrscheinlich, dass die Vorfahren der heutigen Selachier auch untere Rippen (Pleuralbögen) besessen haben. Voraussichtlich ist deren Rückbildung vorn anfangend nach hinten fortgeschritten, denn allein in den hinteren Theilen des Körpers treffen wir noch Spuren von ihnen an. In gleicher Weise sahen wir auch bei den Crossopterygiern die Pleuralbögen vorn eher schwinden als hinten.

Als Einwand gegen diese Auffassung könnte etwa angeführt werden, dass ihr zufolge die sonst so primitiven Selachier sehr umgebildete Verhältnisse aufweisen. Ähnliches treffen wir aber in vielen Organsystemen. Speciell sei hier auf das Achsenskelet hingewiesen. Bekanntlich steht die Wirbelsäule der Selachier auf einer hohen Entwicklungsstufe. Sie hat den für sämmtliche Gnathostomen gemeinsamen Urzustand weit überschritten und zwar in einer von allen Wirbelthieren, die Dipnoer ausgenommen, divergirenden Richtung.

Das Verhalten der die Rippen tragenden Basalstümpfe kann ich als bekannt voraussetzen. Ich muss aber aus einem später ersichtlichen Grunde betonen, dass Basalstümpfe und Neuralbögen ursprünglich ganz von einander gesondert sind. In Folge der eingreifenden Umgestaltung des Körperbaues der *Rajiden* kommt es dort sekundär, wie Goette gezeigt hat, am Rumpf zu einer Verschmelzung von Neuralbögen und Basalstümpfen, die eine gemeinsame Basis für beide Bildungen schafft. Es ist ferner zur Genüge bekannt, dass auch am Schwanz die bereits zur Umschließung der Caudalgefäße verlängerten Basalstümpfe noch bei manchen Arten (obere) Rippen tragen. Bei einem *Pristiurus*-Embryo von 24 mm Länge fanden sich Rippenanlagen bis zum fünften Schwanzwirbel, während sie bei *Mustelus vulgaris* den Rumpf nicht überschreiten. Bei *Torpedo* beschreibt Goette die Verbindung einer Rippe mit einem geschlossenen Hämalbogen.

Im Allgemeinen sind die Rippen beweglich den Basalstümpfen

angegliedert. Nur bei *Raja* finden sich die allein vorhandenen vordersten Rippen in Kontinuität mit den Basalstümpfen, wie GOETTE ausführt. Bei manchen Formen ist nun die Verbindung von Rippe und Basalstumpf nicht einfach durch ein Ligament vermittelt, wie wir es bei Calamoichthys sahen, sondern zeigt komplicirtere Verhältnisse, die mir der Beschreibung werth scheinen.

Es wurde ein älteres Exemplar von *Acanthias vulgaris* auf einer Querschnittserie durch die Basalstumpf-Rippenverbindung untersucht (Fig. 2 Taf. XIII). Das mediale Rippenende (*R*) bildete einen schwach konvexen Gelenkkopf, dem eine flache Pfanne des Basalstumpfendes (*B*) entsprach. An ihrer ganzen Peripherie hingen beide Gelenkenden mit einander durch starke Faserzüge zusammen, die ganz das Verhalten einer Gelenkkapsel zeigten (*a*). Die Fibrillen dieser Gelenkkapsel wurzelten in der Intercellularsubstanz beider Skelettheile. An der Befestigungsstelle der Fasern war die Knorpelgrundsubstanz von Fibrillen durchzogen, zwischen denen diejenigen der Gelenkkapsel verschwanden. Besonders stark war die Entwicklung der Fibrillen im medialen Theil der Rippe (*R*). In schwach bogenförmigem Verlauf zogen sie hier in der Fortsetzung der Gelenkkapselfasern von einer Seite zur anderen. Innerhalb der Gelenkkapsel fand sich zwischen beiden Skelettheilen ein lockeres Fasergefüge (*b*), das weite Lückenräume zwischen sich fasste. Es zeigte sich damit bereits der erste Beginn einer Gelenkhöhlenbildung. Interessant war auch hier der innige Zusammenhang der Fasern mit dem Knorpel. Die Fasern, die meist schräg zwischen Rippe und Basalstumpf ausgespannt waren, entsprangen aus der beiderseitigen Intercellularsubstanz. Diese selbst zeigte im Basalstumpf in der Nachbarschaft der Gelenkfläche eine parallel zu jener gerichtete Faserung. Überall fanden sich Kerne zwischen den Fibrillen des Verbindungsgewebes.

Der ganze Befund weist auf die Möglichkeit hin, dass das Gewebe zwischen Basalstumpf und Rippe aus Knorpelgewebe hervorgegangen ist durch einen fibrillären Zerfall der Grundsubstanz. Es scheint also dafür zu sprechen, dass Basalstumpf und Rippe auf früheren Stadien der Ontogenese eine Einheit bildeten, wie GOETTE seiner Zeit beschrieb.

Von Interesse ist außerdem die Art der Verbindung zwischen Basalstumpf und Rippe in so fern, als sie bereits sämmtliche Einrichtungen eines Gelenks erkennen lässt, wenn auch noch in einem unvollkommenen und hier auch später nicht überschrittenen Zustand.

Von den Basalstümpfen ausgehend verfolgen wir nunmehr die Rippen in die Muskulatur hinein. Im Allgemeinen liegen sie, wie bekannt, an den Kreuzungslinien des horizontalen Septums und der Transversalsepten. Ferner wissen wir durch GOETTE, dass die Anfangstheile der Rippen mancher Squaliden an ihrer Ventralseite nicht von Muskulatur bedeckt werden. Es kann dadurch eine oberflächliche Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Pleuralbögen zu Stande kommen. Der Befund erklärt sich aber, wie GOETTE ausführt, durch eine sekundäre laterale Verschiebung der ventralen Rumpfmuskulatur, deren Bereich dann erst in einiger Entfernung von der Wirbelsäule beginnt (Fig. XVIII pag. 65 und Fig. XIX pag. 66). Endlich ist zu erwähnen, dass bei *Torpedo* die hier eingetretene starke dorsal- und lateralwärts gerichtete Verschiebung der ventralen Seitenrumpfmuskulatur die Rippen ganz in den Bereich derselben bringt und sie von dem dorsal verlagerten Horizontalseptum entfernt (GOETTE).

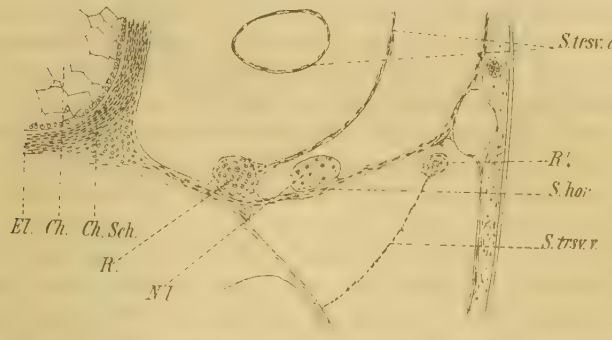
Zur genaueren Feststellung dieser Verhältnisse wurden Embryonen von Squaliden untersucht und zwar solche von Pristiurus melanostomus von 34 mm Länge, von Scyllium canicula von 34 mm und von Mustelus vulgaris verschiedener Länge. Querschnittserien gaben vollkommen klaren Aufschluss. Eine Kontrolle der Befunde ermöglichte eine Sagittalschnittserie durch einen älteren Mustelus-Embryo.

Überall stellt das horizontale Septum eine verhältnismäßig derbe Bindegewebslage vor, deren Faserung transversal zieht. Das Septum ist an den Basalstümpfen befestigt. Bei *Pristiurus* liegt nun der ganze proximale Theil der Rippe derart dem horizontalen Septum angeschlossen, dass er in das ihm zugehörige dorsale Transversalseptum hineinragt. Dieser Theil der Rippe wird ganz besonders im Dienst der dorsalen Muskulatur stehen. Gleichzeitig wird er aber auch für die ventrale Muskulatur von Bedeutung sein, da genau entsprechend der Rippe von der Ventralseite her auch das zugehörige ventrale Transversalseptum sich an das horizontale Septum befestigt. Weiterhin dreht sich das Verhältnis um. Die Rippe zieht schräg durch das horizontale Septum hindurch und liegt dann mit ihrem lateralen Theil der Ventralseite des Septums angeschlossen. Sie ragt also in das ihr zugehörige ventrale Transversalseptum hinein. Sie endet in geringer Entfernung von der Oberfläche der Muskulatur.

Die RABL'sche Angabe (XV, pag. 102 und Textfigur 10 pag. 103), dass die Rippen bei Pristiurus den transversalen Myosepten angehörig der Unterfläche des horizontalen Septums innig angeschlossen sind, besteht also nur für das Rippenende zu Recht.

Im Wesentlichen gleiche Verhältnisse zeigt *Scyllium canicula* (Fig. III). Auch hier ist die Rippe (*R*) zunächst der Dorsalseite des Horizontalseptums (*S.hor*) angeschlossen, zieht dann durch dasselbe hindurch, und liegt eine Strecke weit seiner Ventralseite an. Das

Fig. III.



Scyllium canicula. 34 mm. Querschnitt. S6/1. Zur Orientirung vergleiche Fig. XIX pag. 66, wo allerdings die andere Seite des Querschnitts dargestellt ist. Der Schnitt zeigt die Lagerung der Rippen zum horizontalen Septum (*S.hor*). *R* Anfangsstück einer Rippe. *R'* Endstück der vorhergehenden Rippe. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

Ende der Rippe (*R'*) entfernt sich aber allmählich von dem dorsalwärts abbiegenden horizontalen Septum und dringt damit tiefer in das ihr zugehörige ventrale Transversalseptum (*S.trsv.v*) ein. Ein Stück unterhalb der Seitenlinie erreicht die Rippe die Oberfläche der Muskulatur und wird hier nach Entfernung des Integuments von außen her sichtbar[1].

Die Rippenenden bilden äußerlich eine Grenzlinie zwischen einem dorsalen und einem ventralen Theil der ventralen Rumpfmuskulatur. Diese Scheidung entspricht jedoch keineswegs einer inneren Gliederung derselben. Eine solche ist, wie wir durch Goette und Humphry[2] wissen, unabhängig von den Rippen. Sie kommt hier, wie bei den übrigen Squaliden, zu Stande durch ein bindegewebiges Septum (Fig. XVIII pag. 65 und Fig. XIX pag. 66 *a*),

[1] Vgl. F. Maurer, Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII. pag. 148 und Taf. IV Fig. 10.

[2] Humphry. The muscles of the Smooth Dog-fish (Mustelus laevis). Journal of Anatomy and Physiology. Vol. VI. 1872.

das unterhalb der Rippenenden entsprechend einer Knickung der ventralen Transversalsepten an der Oberfläche beginnt und schräg ventral- und medialwärts ziehend, einen dorsalen (= »latero-ventral«) (*P.l-v*) und einen ventralen (= »medio-ventral«) (*P.m-v*) Abschnitt der ventralen Rumpfmuskulatur von einander sondert.

Nur auf geringerer Länge der Rippen beruht die unbedeutende Abweichung, die wir bei *Mustelus vulgaris* gegenüber dem eben geschilderten Verhalten finden. Die Rippen gelangen hier mit ihren Enden nicht mehr an die Ventralseite des Horizontalseptums. Ihr lateraler Abschnitt liegt genau innerhalb des letzteren an der Kreuzungsstelle mit dem entsprechenden Transversalseptum. Verfolgen wir von hier aus die Rippe auf die Wirbelsäule zu, so sehen wir, dass sie allmählich ihre Lagerung ändert und an die Dorsalseite des Horizontalseptums gelangt (Fig. XVIII pag. 65 *O.R*). Sie liegt dann genau wie der entsprechende Theil der Rippe von Scyllium und Pristiurus. Hauptsächlich dient sie also hier dem dorsalen Transversalseptum. Sie wird aber auch dem entsprechenden Ventralseptum zu Gute kommen.

Der Anschluss an das Horizontalseptum bleibt bei den Selachiern (Squaliden) auch für die hintersten Rippen bestehen. Diese Thatsache widerlegt die oben (pag. 5) erwähnte Auffassung von Balfour und Parker, dass die Selachierrippen Antheil hätten an der Bildung der Hämalbögen. Die Processus spinosi derselben sollten durch Verschmelzung je eines Rippenpaares mit dem von den zugehörigen Basalstümpfen gebildeten eigentlichen Bögen zu Stande kommen. Der Ort der Rippen liegt aber so weit über dem Ort der Processus spinosi, dass an eine Beziehung zwischen beiden Bildungen nicht gedacht werden kann. Wohl aber sind die Hämalbögen der Selachier als die Homologa derjenigen der Ganoiden und Dipnoer aufzufassen. Nach dem oben Bemerkten enthalten sie wie diese offenbar auch die Äquivalente von Pleuralbögen, die in einzelnen Fällen sich sogar noch selbständig erhalten können (pag. 11).

c. Die Rippen der Teleostier.

An dritter Stelle wenden wir uns zu den *Teleostiern*. Wir unterscheiden hier dreierlei Theile, die der Rumpfmuskulatur zur Stütze dienen, nämlich erstlich die Pleuralbögen, dann die Fleischgräten, endlich die oben bereits erwähnten Cartilagines intermusculares.

Die Verhältnisse der Pleuralbögen sind zur Genüge bekannt. Jeder weiß, dass sie eben so wie bei den Ganoiden und Dipnoern an Basalstümpfe angefügt sind, die rechts und links von der Aorta der Elastica chordae ventral ansitzen. Am Schwanz vereinigen sich die Basalstümpfe zu den Hämalbögen. Die Frage nach der Betheiligung der Pleuralbögen an diesen Theilen soll gleich erörtert werden. Bei einigen Formen, z. B. bei dem Cyprinoiden *Rhodeus amarus*, kommt es zur Verschmelzung der Basalstümpfe mit den Basen der Neuralbögen seitlich von der Chorda. Dies trifft sich aber nur in den vorderen Regionen des Körpers, während hinten die primitiven Verhältnisse bewahrt bleiben. Wir haben hier also ähnliche Verhältnisse, wie sie sich auch bei den Rajiden ausgebildet haben[1].

[1] C. Scheel (XVI) fasst den Zustand im Vordertheil des Rhodeus als einen primitiven auf. Die Pleuralbögen der Teleostier gehören nach ihm zu Querfortsätzen (Parapophysen) der Neuralbögen, die in den hinteren Rumpftheilen bei Rhodeus, sowie im ganzen Körper bei anderen Formen (z. B. Salmo) sekundär ihre Verbindung mit den Neuralbögen aufgeben, und dann selbständige Anhänge der Wirbelsäule bilden. Zum unteren Bogensystem zugehörige Theile sollen dabei den Teleostiern in wohlentwickeltem Zustand fehlen, denn auch die caudalen unteren Bögen der Teleostier sind nach Scheel Bildungen der »Parapophysen« und nicht etwa den Hämalbögen der Selachier, Ganoiden, Urodelen homolog. Da ferner nach Scheel's Meinung die Urodelenrippen Abgliederungen von Querfortsätzen der Neuralbögen sind, so sollen die Rippen der Teleostier und die der Urodelen Homologa vorstellen.

Die Befestigung der Urodelenrippen an den Neuralbögen ist nun aber eine sekundäre Erwerbung, wie ich kürzlich durch die Untersuchung von Menobranchuslarven zeigen konnte (Zur Kenntnis der Amphibienrippen. Morph. Jahrb. Bd. XXII. Heft 3). Die Urodelenrippen sind homolog den Selachierrippen und haben also mit den Pleuralbögen der Teleostier nichts zu thun. Somit bleibt für Scheel nur übrig, den Knochenfischen eine ganz besondere, ihnen allein zukommende Rippengattung zuzusprechen, denn auch die Rippenbildungen der übrigen Fische können als Bildungen des unteren Bogensystems, wie aus Scheel's Ausführungen nothwendig folgt, mit den Teleostierrippen nichts zu thun haben. Eine derartige Annahme würde nur dann bewiesen sein, wenn man neben den rippentragenden »Parapophysen« noch Theile des primitiven unteren Bogensystems anträfe. Scheel findet Reste von solchen in einem die Aorta umfassenden Ligament, das jederseits von den Basen der Neuralbögen ausgeht. Es ist nun aber erstens ein ganz willkürliches Verfahren ein Band mit einem knorpligen Skelettheil ohne Weiteres zu homologisiren, zweitens kommt ein entsprechendes Ligament auch bei Acipenser, Calamoichthys, Selachiern vor; es findet sich hier gleichzeitig mit den Bestandtheilen des unteren Bogensystems, kann ihnen also nicht homolog sein.

Die Scheel'sche Anschauung von den Teleostierrippen entbehrt also der Begründung. Wir haben demnach keine Veranlassung, von der oben mitgetheilten, allgemein vertretenen Ansicht abzugehen.

Was nun die Beurtheilung der Hämalbögen des Teleostierschwanzes betrifft, so ist bereits in der Einleitung (pag. 5) auf die beiden bekannten Auffassungen dieser Theile hingewiesen worden. Nach der einen (Johannes Müller, Gegenbaur, Grassi) betheiligen sich die Pleuralbögen nicht an ihrem Aufbau, nach der anderen (August Müller, Goette) bilden die Pleuralbögen durch paarweise Verschmelzung ihre Processus spinosi. Dazu kommt noch drittens die von Scheel (XVI) ausgesprochene Ansicht, dass die Pleuralbögen am Hämalbogen selbst nicht bloß am Processus spinosus desselben Antheil haben.

Gegenüber der letzteren Meinung wird man zu berücksichtigen haben, dass gerade bei den Salmoniden neben den ersten geschlossenen Hämalbögen noch Pleuralbögen vorkommen. Scheel umgeht die daraus für ihn erwachsende Schwierigkeit, indem er die rudimentären Pleuralbögen des Schwanzes der Salmoniden nicht den vorderen Pleuralbögen gleich stellt, sondern sie als nachträgliche Bildungen, also als eine zweite Generation von Pleuralbögen ansieht. Es handelt sich hierbei um eine ganz unbewiesene Annahme. Scheel verweist allerdings auf den durch Goette bekannt gewordenen Unterschied in der Entwicklung der vorderen und der hinteren Pleuralbögen, dass letztere im Gegensatz zu den vorderen frühzeitig von den Basalstümpfen unabhängig sind. Diese Differenz erklärt sich aber als eine Abkürzung der Ontogenese der hinteren bereits rudimentären Pleuralbögen. Die Scheel'sche Auffassung der Hämalbögen scheint mir daher nichts für sich zu haben.

Schwieriger ist es dagegen, sich für eine der beiden ersten Beurtheilungsweisen der Hämalbögen der Teleostier zu entscheiden.

Untersucht man junge Salmoniden an horizontalen Längsschnitten, so findet man, wie Fig. 3 Taf. XIII zeigt, in dem letzten der Pleuralbögen enthaltenden Schwanzsegmente ein Paar von kurzen und dünnen Pleuralbögen (*Plb*) neben einem kurzen knöchernen Processus spinosus (*P.sp*) des zugehörigen Hämalbogens. Dieser Dornfortsatz liegt gerade in der Mitte des Septums (*S.sag.v*), das rechte und linke Seitenmuskulatur ventral von der Chorda von einander trennt. Die Pleuralbögen dagegen gehören den medialen Rändern der entsprechenden Transversalsepten (*S.trsv*) an. Sollen nun die folgenden Processus spinosi aus Pleuralbögen entstanden sein, so müsste für ihre Komponenten erst eine Verschiebung nach der Medianebene zu vorausgesetzt werden. Andererseits sehen wir an dem oben besprochenen Wirbel bereits den Beginn einer allerdings nur knöchernen

Dornfortsatzbildung; ferner beobachten wir an den hinteren knorpligen Dornfortsätzen keine Spur von Paarigkeit. Es erscheint mir daher naturgemäßer die Dornfortsätze als mediane unpaare Auswüchse der von den Basalstümpfen gebildeten Hämalbögen anzusehen und für sie damit die gleiche Genese anzunehmen, wie für die Processus spinosi der Neuralbögen. Danach hätten also die Pleuralbögen keinen Antheil an den Hämalbögen der Teleostier[1].

Außer durch die Pleuralbögen wird die Seitenrumpfmuskulatur der Knochenfische durch die sog. Fleischgräten gestützt, die seit Johannes Müller als Sehnenverknöcherungen den knorplig präformirten Rippen (resp. Pleuralbögen) gegenübergestellt werden. Freilich darf dabei nicht übersehen werden, dass auch die Pleuralbögen mancher Teleostier ganz oder theilweise einer knorpligen Anlage entbehren. Hier ist aber mit Sicherheit knorplige Präformation des Skelettheils als das ursprüngliche Verhalten anzunehmen.

Man unterscheidet im Allgemeinen drei verschiedene Paare von Fleischgräten, die allerdings nicht in allen Fällen gleichzeitig neben einander angetroffen werden (vgl. August Müller und C. Bruch). Letzteres ist der Fall bei den Clupeiden, wie Fig. XII pag. 58 zeigt. Die Gräten gehören den Transversalsepten an. Ein Paar von sog. »schiefen Rückengräten« (*Gr'*) durchsetzt schräg den dorsalen Theil der Seitenmuskulatur. In symmetrischer Anordnung zu ihnen durchziehen die »schiefen Bauchgräten« (*Gr''*) die ventrale Seitenmuskulatur unterhalb des Horizontalseptums. Der Dorsalseite des letzteren schließen sich endlich die »Seitengräten« (*Gr*) an. Sie sind damit gleichzeitig dem entsprechenden dorsalen Transversalseptum eingelagert.

In der Seitengräte von *Monacanthus penicilligerus* hat nun aber Goette hyalinen Knorpel nachgewiesen. Der Skelettheil bestand bei einem jungen Exemplar dieser Art in seinem basalen Theil aus einem Gerüstwerk von Knochensubstanz, das hyalinen Knorpel umschloss.

Ähnliche Verhältnisse boten auch junge Exemplare von *Monacanthus fronticinctus*, die ich Herrn Professor Dr. Hilgendorf verdanke. Pleuralbögen fehlen wie bei M. penicilligerus. Die »Seitengräten« fanden sich vom zweiten Wirbel ab im Bereich des Rumpfes und des vorderen Schwanzabschnittes. Die erste Gräte befestigte

[1] Wie die vielfach vorkommende ventrale Gabelung der Hämalbögen aufzufassen ist, bliebe noch festzustellen.

sich an der Außenseite des Neuralbogens ihres Wirbels. Alle anderen waren den Endstücken der lang ausgezogenen Basalstümpfe resp. der Außenseite der Hämalbögen durch Bänder verbunden (Fig. XV pag. 62). Bei einem 16 mm langen Exemplar war das erste Paar, sowie die caudalen Paare der Seitengräte rein knöchern. An den übrigen Gräten zeigte die Knochensubstanz in der Nähe der Basalstümpfe Aushöhlungen, die von Knorpelgewebe eingenommen waren. Im Übrigen, d. h. in ihrem größten Theil waren die Gräten massiv knöchern.

Bei einem 27 mm langen Exemplar war mit dem Wachsthum der Gräte in ihrem basalen Theil eine entsprechende Vermehrung des Knorpelgewebes eingetreten (Fig. 4 Taf. XIII). Hier zeigte der Querschnitt des knöchernen Antheils ganz unregelmäßige Gestaltung (*O.R*). Er erschien winklig gebogen oder abgeplattet mit leistenartigen Erhebungen. Die dadurch vom Knochengewebe gebildeten Winkel waren ausgefüllt von hyalinem Knorpel, der durch reichliche Ausbildung der Intercellularsubstanz ganz demjenigen glich, den die Wirbelkörper, Basalstümpfe (*B*) und Neuralbögen enthielten.

Die Betheiligung von Knorpelgewebe am Aufbau der Seitengräte von Monacanthus trennt dieselbe von den eigentlichen Gräten, bei denen noch nirgends Knorpel nachgewiesen wurde. Da sie auf der anderen Seite eben so gelagert ist, wie die oberen Rippen der Crossopterygier und Selachier, so ist sie diesen zu homologisiren, wie bereits Goette erkannt hat.

Wir wenden uns jetzt zur Prüfung der Bruch'schen »Cartilagines intermusculares«, deren Existenz für die Salmoniden durch Grassi bestätigt worden ist.

Bei einer einjährigen (5 cm langen) *Forelle*, die auf Querschnitten untersucht wurde, fanden sich die fraglichen Knorpel im Bereich des Rumpfes als kurze Stäbe der Dorsalseite des horizontalen Septums angeschlossen. Sie gehören gleichzeitig je einem der dorsalen Transversalsepten an (Fig. 5 Taf. XIII und Fig. XI pag. 58 *O.R*). Die medialen Enden der Knorpelstücke lagen etwa in der Mitte zwischen der Wirbelsäule und der Einkerbung, die, der Seitenlinie entsprechend, die Trennung der dorsalen und der ventralen Seitenmuskulatur äußerlich andeutet (Fig. XI). Die lateralen Enden lagen dicht am Grund dieser Einkerbung und zeigten eine leichte Anschwellung. Gegen die Wirbelsäule zu setzte jeden Knorpel ein Bindegewebsstrang fort, der am obersten Theil des Basalstumpfes Befestigung nahm. Knochengewebe fand sich in seiner Nähe nicht Bekanntlich fehlen

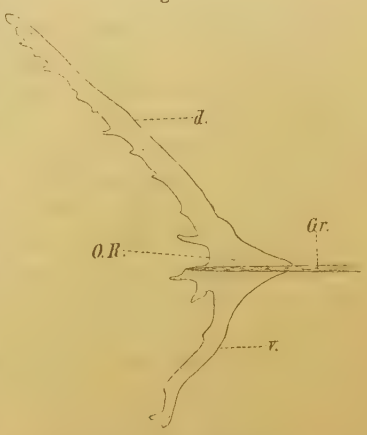
ja den Salmoniden die Seitengräten. Ihnen kommen am Rumpf nur schiefe Rückengräten zu.

Die Frage, ob die besprochenen Knorpel in Entwicklung begriffene Theile oder nur Reste früher stärkerer Bildungen sind, entscheidet sich leicht in letzterem Sinne bei der Untersuchung jüngerer Thiere. Wie auf pag. 41 ausgeführt wird, sind sie nämlich bei 2,4 mm langen Forellen verhältnismäßig mächtiger entwickelt als später. Sie erfahren also auch in der Ontogenese eine relative Rückbildung.

Das Verhalten der Cartilagines laterales zeigt, dass sie den oberen Rippen der Crossopterygier und Selachier homolog sind. Allerdings besteht eine geringe Abweichung von dem Verhalten der Selachierrippe. Im Bereich der Cartilago intermuscularis der Salmoniden liegt bei den Selachiern die Rippe an der Ventralseite des Horizontalseptums. Bei dem verschiedenen Verhalten der einzelnen Abschnitte der letzteren zum horizontalen Septum kann aber unmöglich auf diesen Unterschied Gewicht gelegt werden.

Wenn auch Bruch die eben festgestellte Homologie nicht erkannte, da ihm augenscheinlich die Selachierrippe nicht genauer bekannt war, so kam er doch auf den Gedanken der Homologie seiner Cartilagines intermusculares mit den Rippen der höheren Wirbelthiere, die, wie wir jetzt wissen, denen der Selachier homolog sind. Er wagt aber seine Idee nicht festzuhalten, vor Allem wegen der unregelmäßigen und auf den ersten Blick in der That befremdenden Gestaltung der Cartilagines intermusculares der Clupeïden.

Fig. IV.



Clupea harengus. Freigelegter Rest einer oberen Rippe (Cartilago intermuscularis Bruch's) (*O.R*). 11/1. *d* dorsaler, *v* ventraler Schenkel derselben. *Gr* Seitengräte.

Präparirt man nämlich bei *Clupea harengus* ein transversales Septum frei, indem man die vorhergehenden Myomeren entfernt, so findet man in ihm ein winkelig gebogenes, plattes Knorpelstück eingelagert, die Cartilago intermuscularis Bruch's (Fig. IV).

Bekanntlich hat sich bei den Teleostiern wie auch bei den Ga-

noiden in der Nähe der Seitenlinie eine Muskelschicht von der Hauptmasse der dorsalen und ventralen Seitenmuskulatur gesondert. Dieser Muskel der Seitenlinie ist entsprechend der gesammten Stammesmuskulatur in einzelne Folgestücke gegliedert. Er ist bei den Clupeiden auffallend stark entfaltet (vgl. Fig. XII pag. 58 *M.l*). Die Cartilago intermuscularis (*O.R*) liegt nun gerade an der medialen Grenze des Seitenlinienmuskels. Der von ihr gebildete Winkel ist lateral- und caudalwärts offen. Seine Spitze liegt im Horizontalseptum und zieht in ihm ein kurzes Stück medialwärts gegen die Wirbelsäule zu. Der dorsale Schenkel des Winkels (*d*) ist bedeutend länger als der ventrale (*v*). Der ganze äußere Rand des Knorpelstückes ist mit unregelmäßigen Vorsprüngen besetzt. Endlich ist noch zu erwähnen, dass das Ende der starken Seitengräte (*Gr*) dem Mittelstück des Knorpels anliegt, und zwar der nach innen und hinten gekehrten Fläche desselben.

Das genauere Verhalten der Seitengräte zum Knorpel wurde an einer kleineren Clupeidenspecies (*Engraulis*?) genauer untersucht (Fig. 6 Taf. XIII). Es zeigten sich hier im Allgemeinen genau die gleichen Verhältnisse wie beim Hering. Die Seitengräte (*Gr*) war ein massiver Knochenstab, der mit dem Knochenbelag des oberen Pleuralbogenendes zusammenhing. In ihr fand sich keine Spur von Knorpel, während die stark entwickelten, beinahe bis zur ventralen Mittellinie herabreichenden Pleuralbögen (Fig. XII *Plb*) noch in ganzer Ausdehnung Knorpel enthielten. Das spitz auslaufende Ende der Seitengräte ruhte in einer flachen Rinne der Cartilago intermuscularis (*O.R*). Es berührte aber den Knorpel nicht unmittelbar. Zwischen beiden befand sich vielmehr eine nicht unbeträchtliche Bindegewebsschicht. Das Grätenende verhielt sich also zu dem Knorpelstück wie ein Deckknochen zu seiner knorpeligen Grundlage.

Das Mittelstück der Cartilago intermuscularis der Clupeiden findet sich genau eben so gelagert, wie der Rest der oberen Rippen bei den Salmoniden. Man wird also nicht anstehen, beide Knorpel mit einander zu homologisiren. Die Aussendung der beiden langen Ausläufer kann nicht gegen diese Beurtheilung angeführt werden. Wir werden sehen, dass das Ende der Rippenanlage bei jungen Salmonen sich in der gleichen Lage findet, wie der obere Schenkel des Clupeïdenknorpels. Die weitere Ausbildung desselben, das Hinzukommen eines ventralen Schenkels, steht zweifelsohne in Zusammenhang mit der starken Entfaltung des Seitenlinienmuskels, in dessen Dienst das gesammte Knorpelstück steht. Die Cartilago intermuscularis der

Clupeiden ist demnach als das gegabelte Ende einer früher mächtiger ausgebildeten oberen Rippe anzusehen.

Das gleichzeitige Vorkommen dem primären Skelet angehöriger oberer und unterer Rippen ist also auch bei Teleostiern erwiesen. Da wir Reste oberer Rippen bei ganz verschiedenen Arten von Knochenfischen antreffen, so ist anzunehmen dass obere Rippen ursprünglich ein gemeinsamer Besitz aller Vertreter dieser Ordnung gewesen sind.

In welchem Verhältnis steht nun die Seitengräte zur knorpligen oberen Rippe? Außer bei Monacanthus, vielleicht auch noch bei verwandten Arten, finden wir, so weit bekannt, nirgend seine Betheiligung von Knorpelgewebe am Aufbau der Seitengräte. Dieselbe ist von Anfang an rein knöchern. Auch da, wo sie mit Resten knorpliger oberer Rippen zusammentrifft, bleibt sie selbständig. Mit Recht wird man daher die Seitengräte der Knochenfische als eine den übrigen Gräten gleichwerthige Bildung betrachten und sie als eine »Sehnenverknöcherung« den oberen Rippen als einem Bestandtheil des primordialen Skelets gegenüberstellen. Beide Theile stehen in Konkurrenz mit einander. Das Auftreten der Seitengräte bringt die knorpligen oberen Rippen zum Schwund.

Das Verhalten der sog. Seitengräten von Monacanthus zwingt uns, wie schon oben ausgeführt wurde, dieselben von den eigentlichen Gräten zu trennen und den oberen Rippen zu homologisiren. Die innige Verquickung von Knorpel- und Knochengewebe, die wir in ihr antrafen, ist, wie bereits Goette zeigte, eine Eigenthümlichkeit des Monacanthidenskelets. In gleicher Weise, wie die Gräte, bauen sich auch die Wirbelkörper, Basalstümpfe, Neuralbögen aus einem von Knorpel ausgefülltem Knochengerüst auf.

Funktionell vertritt die Seitengräte völlig die obere Rippe. Hauptsächlich dient sie der dorsalen Seitenmuskulatur, aber auch für den ventralen Theil derselben kommt sie als Stütze zur Geltung, für letzteren ganz besonders in den Fällen, in welchen die Pleuralbögen zurückgebildet sind. Auch die Seitengräten können fehlen, wie das Beispiel der Salmoniden zeigt.

Nachdem nun bei Calamoichthys und bei Teleostiern das gleichzeitige Vorkommen oberer und unterer Rippen, die beide dem primären Skelet angehören, sichergestellt ist, kann an der Zweiheit der Rippenbildungen nicht mehr

gezweifelt werden. Beide Rippenarten gehen von den Basalstümpfen aus und liegen in den Transversalsepten, die unteren Rippen (Pleuralbögen) in deren medialen Rändern, die oberen im Anschluss an das Horizontalseptum. Außer für die Crossopterygier und Teleostier muss das gleichzeitige Vorkommen beider Rippenarten voraussichtlich auch für die Selachier als das Ursprüngliche gelten. Die Mehrzahl der Ganoiden und die Dipnoer dagegen sind augenscheinlich von jeher nur im Besitz von unteren Rippen gewesen, denn sie weisen keinerlei Reste oberer Rippen auf.

Wenn wir uns jetzt noch fragen, ob einer der beiden Rippenarten ein höheres phylogenetisches Alter zukommt, als der anderen, so können wir die Vermuthung aussprechen, dass die unteren Rippen ursprünglichere Bildungen vorstellen, als die oberen. Dadurch würde es verständlich sein, dass wir wohl Formen kennen, die untere Rippen besitzen ohne jeden Hinweis auf früheren Besitz von oberen Rippen, aber nicht den umgekehrten Fall antreffen. Ferner ist die Existenz der oberen Rippen offenbar abhängig von dem Bestehen des horizontalen Septums. Dieses ist aber eine verhältnismäßig späte Erwerbung, die, wie wir durch Rabl wissen, den niedersten Fischen (Amphioxus, Cyclostomen) noch abgeht. Auch in diesem primitiven Zustand der Muskulatur würden aber die Bedingungen für die Existenz unterer Rippen bestehen.

Dass sich bei *Chimaera monstrosa* Basalstümpfe ohne Rippen finden, ist bekannt. Jedenfalls hat sich hier ein primitiver Zustand erhalten. Auf ihn weisen noch die Thatsachen der Ontogenese bei den höheren Fischen hin, indem stets die Anlage des Basalstumpfes der Rippenanlage voraus eilt.

II. Theil.

Die Entwicklungsgeschichte der Rippen.

An zweiter Stelle soll uns die Phylogenese der Rippen beschäftigen. Man kann sich vorstellen, dass die Rippen als Verlängerungen der primitiven Basalstümpfe allmählich in die Myosepten hineingewachsen sind und erst später sich abgegliedert haben. Gegenbaur und Goette vertreten diese Ansicht.

Naturgemäß kann uns nur die Ontogenese bestimmte Anhaltspunkte in dieser Hinsicht geben. Goette, dessen Beobachtungen von Balfour bestätigt wurden, fand nun bei den Selachiern die

embryonale Anlage der Rippe in kontinuirlichem Zusammenhang mit dem Basalstumpfknorpel, der sie trägt. Dabei wird die Rippe durch ihre spätere Ausbildung gegenüber dem Basalstumpf als jüngerer Theil charakterisirt. So konnte GOETTE durch die entwicklungsgeschichtlichen Befunde seine Auffassung der Rippen begründen.

Genau das Gegentheil beschreibt nun aber RABL für Pristiurus. Die Rippen sollen sich hier, unabhängig von der Wirbelsäule, entwickeln. Demgemäß fasst RABL die Rippen der Selachier und eben so deren Homologa bei den höheren Formen als selbständige Bildungen auf und vertritt damit eine Anschauung, die bereits HASSE und BORN ausgesprochen haben.

Der auffallende Unterschied der Befunde GOETTE's und BALFOUR's von denen RABL's macht eine Nachprüfung der Rippenentwicklung der Selachier nothwendig, ehe wir uns über die Phylogenese der oberen Rippen aussprechen können. Auch die Genese der oberen Rippen bei Teleostiern wird untersucht werden müssen.

Ähnlichen Differenzen begegnen wir in den Arbeiten über die Ontogenese der unteren Rippen (Pleuralbögen). Nachdem schon AUGUST MÜLLER bei jungen Exemplaren von Esox lucius kontinuirlichen Zusammenhang zwischen Rippe und Basalstumpf festgestellt hatte, konnte GOETTE bei Anguilla, besonders aber bei Salmo nachweisen, dass die Rippenanlage bereits vom ersten Auftreten an mit dem Basalstumpf in Verbindung steht. Neuerdings hat SCHEEL bei Rhodeus und Salmo im Allgemeinen die GOETTE'schen Resultate bestätigt, wenn er auch die rippentragenden Fortsätze der Wirbelsäule falsch gedeutet hat (vgl. pag. 17). Ferner haben BALFOUR und PARKER für Lepidosteus die ursprüngliche Einheit von Rippe und Basalstumpf sehr wahrscheinlich gemacht. So könnte man mit Recht auch die unteren Rippen als Abgliederungen der Basalstümpfe auffassen.

Nun leugnet aber GRASSI in seiner sorgfältigen Untersuchung über die Entwicklung der Teleostierwirbelsäule den ursprünglichen Zusammenhang von Basalstumpf und Pleuralbogen. Er meint, dass anfänglich zwischen beiden eine dünne Schicht embryonalen Bindegewebes liege[1].

[1] l. c. pag. 37. Nè' teleostei si può dire che le coste hanno origine indipendente dagli archi, se si parla di coste soltanto allora quando si è già formata cartilagine, o sostanza osteoide.

Nel luccio e nel salmone, tra l'arco trasverso e la costa, nel primo momento resta un sottile strato di tissuto connettivo embrionale.

Dadurch wird wieder die Beurtheilung der unteren Rippen in Frage gestellt. Auch mit ihrer Ontogenese werden wir uns also befassen müssen.

a. Die Entwicklung der oberen Rippen.

1) *Selachier.*

Wir beginnen mit der Untersuchung der Rippenentwicklung bei den Selachiern. Es standen mir Embryonen von Mustelus vulgaris, Scyllium canicula, Pristiurus melanostomus und Torpedo ocellata[1] zur Verfügung. Am eingehendsten konnte Mustelus untersucht werden.

Die jüngsten in meinem Besitz befindlichen Embryonen von *Mustelus vulgaris* besaßen eine Körperlänge von **21** bis **23** mm. Sie wurden an Querschnitten und horizontalen Längsschnitten untersucht.

In dem bezeichneten Stadium (Fig. 7 Taf. XIV ist die Chorda dorsalis (*Ch*) noch von einer zellfreien Chordascheide umschlossen, der nach außen zu eine ganz kontinuirliche Elastica anliegt[2]. Der Elastica sitzen ein dorsales und ein ventrales Paar von Längsleisten unmittelbar auf (*L* und *L'*). Das dorsale Paar entspricht seiner Lage nach den Basen der später sich sondernden Neuralbögen. Im ventralen kommen später die Basalstümpfe zur Entwicklung. Vorläufig ist aber noch nichts von einer Segmentirung der Leisten bemerkbar (Fig. 8 Taf. XIV *L*). Sie bestehen aus dicht an einander gedrängten Elementen mit annähernd kugligen Kernen. Dorsale und ventrale Leisten stehen ferner seitlich von der Chorda durch Gewebe in Zusammenhang, das dem der Leisten selbst gleicht (Fig. 7). Schwächere Brücken setzen die dorsalen Leisten wie die ventralen unter sich in Verbindung.

Diese Verhältnisse sind bereits durch Balfour, dann eingehend durch Rabl bekannt geworden.

Sehen wir uns jetzt die Rumpfmuskulatur (*M*) an. Wir finden zunächst, dass eine Trennung in einen dorsalen und ventralen Theil noch nicht eingetreten ist. Eine gegen die Wirbelsäule gerichtete

---

[1] Die Selachierembryonen waren mir von der Zoologischen Station zu Neapel geliefert. Sie waren mit Sublimat und Sublimat-Pikrinsäure konservirt und befanden sich in vorzüglichem Erhaltungszustand.

[2] Für die Beurtheilung und Bezeichnung der Chordahüllen verweise ich auf: H. Klaatsch, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. I und II. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. Heft 4 und Bd. XX. Heft 2. Leipzig 1893.

Einbiegung markirt aber bereits die Stelle der späteren Scheidung (Fig. 7 bei *N.l*). Horizontale Längsschnitte durch das Niveau der Chorda dorsalis zeigen die Myomeren in Gestalt von Dreiecken (Fig. 8 *M*), deren eine Ecke gegen die Chorda zu gerichtet ist. Mit den beiden anderen Ecken berühren sich die benachbarten Dreiecke. Naturgemäß haben auch die Myosepten die Form von Dreiecken, die aber eine gerade umgekehrte Orientirung zeigen, wie die Myokommata. Zwischen Muskulatur und Wirbelsäule liegt ein verhältnismäßig breiter Raum.

Das Gewebe der Myosepten besteht im lateralen Theil derselben aus dicht angeordneten Zellen. Gegen die Wirbelsäule zu nimmt das Gewebe den Charakter des embryonalen Bindegewebes an. Vielfach sind die Elemente mit ihren Längsachsen parallel zur Wirbelsäule eingestellt.

Entsprechend jedem Septum geht nun jederseits von den oben geschilderten ventralen Leisten ein Strang aus, dessen Elemente ganz vollkommen übereinstimmen mit denen der Leisten selbst (Fig. 8 *B—R*). Er hebt sich scharf ab gegen das embryonale Bindegewebe in der Umgebung der Wirbelsäule, der Strang zieht lateral- und gleichzeitig etwas caudalwärts. Er durchsetzt den Raum zwischen dem ventralwärts herabsteigenden Stamme des Spinalnerven (*Spn*) und der von der Aorta dorsalwärts aufsteigenden Arteria intervertebralis (*A.interv*). Er gelangt schließlich in das benachbarte Myoseptum, zieht durch das embryonale Bindegewebe des medialen Abschnittes desselben hindurch und verschmilzt mit dem dichten Gewebe, das die lateralen Theile des Septums bildet. Eine Prüfung der Querschnitte (Fig. 7) bestätigt, dass der Strang (*A*) völlig in das septale Gewebe aufgeht. Zu erwähnen ist schließlich noch, dass die Elemente des Stranges beim Eintritt in das Myoseptum sich etwas in die Länge ziehen und dabei vielfach in der Verlaufsrichtung der Muskelfasern angeordnet sind.

Von Wichtigkeit ist, dass das geschilderte Verhalten sich im Bereich des ganzen Rumpfes nachweisen lässt, d. h. so weit als bei meinen älteren Mustelusembryonen Rippen angetroffen wurden.

Es ist aus dem Vergleich mit älteren Stadien klar, dass in dem Strang zum Theil die Anlage der Rippe enthalten ist. Diese Anlage ist aber, wie wir sehen, ganz kontinuirlich verbunden mit Theilen, die später den Basalstumpf darstellen. Wir können noch nicht sagen, an welcher Stelle später die Trennung zwischen Basalstumpf und Rippe eintreten wird. Andererseits ist beachtenswerth,

dass die Rippenanlage an ihrem Ende noch nicht gesondert ist von dem septalen Gewebe. Wir finden also die medialen Theile der Rippenanlage früher entwickelt als die lateralen.

Einen nicht unerheblichen Fortschritt in der Ausbildung der Rippen zeigen Embryonen von 26 mm Länge.

Zunächst wollen wir hervorheben, dass die Muskulatur hier bereits durch Ausbildung des horizontalen Septums in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt geschieden ist. Auf die weiteren Veränderungen, die die Rumpfmuskulatur gegenüber dem vorher besprochenen Stadium erlitten hat, wollen wir nicht eingehen. Betont muss aber werden, dass das Gewebe der Myosepten jetzt durchweg aus locker gefügtem Bindegewebe besteht. Die dichte Anordnung des Gewebes, die im vorigen Stadium die lateralen Theile der Septen zeigten, hat sich also nunmehr gelockert.

An der Wirbelsäule hat die Einwanderung von Zellen durch die Elastica in die Chordascheide hinein begonnen. Entsprechend den vier der Chorda aufsitzenden Leisten zeigt die Elastica vielfache Durchbrechungen zum Durchlass der in die Scheide eindringenden Elemente (vgl. Klaatsch, l. c.). Der Innenfläche der Elastica liegt bereits eine Lage dieser Zellen an. Die Leisten selbst haben sich kaum verändert. Von einer Segmentirung ist noch nichts zu bemerken.

Die Basalstumpf-Rippenanlage hat sich jetzt weiter lateralwärts ausgedehnt. Wie im vorigen Stadium ziehen sich die ventralen Leisten, entsprechend jedem Transversalseptum, in einen Zellenstrang aus, der schräg lateral- und caudalwärts gerichtet, zwischen den Vasa intervertebralia und dem dorso-ventral verlaufenden Spinalnervenstamm hindurchtritt. Beim Passiren des Raumes zwischen den genannten Theilen verdünnt sich der Strang etwas. Er erreicht die Muskulatur und zieht hier von der Schnittlinie des entsprechenden transversalen und des horizontalen Myoseptums weiter lateralwärts bis in die Nähe der Oberfläche der Muskulatur.

Während wir vorher das Ende der Rippenanlage noch nicht vom intermuskulären Gewebe gesondert fanden, ist hier die Differenzirung eingetreten. Aus dem indifferenten Bildungsgewebe hat sich einmal die Anlage des Rippenendes, andererseits Bindegewebe entwickelt. Vor Allem aber müssen wir wieder den vollkommenen Zusammenhang von Rippen- und Basalstumpfanlage betonen, der eine Grenze zwischen beiden Theilen nicht bestimmen lässt.

Histologisch besteht der beschriebene Strang zunächst aus den

gleichen Elementen, wie sie die Leisten zusammensetzen. Innerhalb der Myosepten ändert sich das Verhalten der Zellen in so fern, als die meisten Kerne aus der kugligen Form in eine mehr eiförmige oder spindelförmige Gestaltung übergehen. Die Längsachse der Kerne, und damit auch die der zu ihnen gehörigen Zellen verläuft in ausgesprochener Weise gleichgerichtet mit der Verlaufsrichtung der Muskelfasern der Myomeren. Das Gleiche gilt übrigens von den meisten der Bindegewebszellen der Transversalsepten. Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir dieses Verhalten auf den direkten Einfluss der Muskelkontraktionen des Embryos zurückführen, die in dem beschriebenen Sinne richtend auf die Stellung der Elemente der Septen einwirkt.

Eine wichtige Abweichung von der eben gegebenen Beschreibung des Zusammenhangs von Rippenanlage und Wirbelsäule fand sich an der letzten Rippe. Die betreffende Rippenanlage, aus dicht angeordneten Zellen bestehend, war von der ventralen Leiste getrennt. Nur ein etwas dichterer Zug von Bindegewebe zog von ihrem medialen Ende gegen die Wirbelsäule hin. Bereits an der vorletzten Rippe war die Verbindung mit der ventralen Leiste durch lockere Anordnung der Zellen weniger deutlich ausgeprägt als vorn.

Während wir also noch im vorhergehenden Stadium in den hinteren Theilen des Rumpfes die gleichen Verhältnisse antrafen wie in den vorderen, hat sich hier durch die Lösung der letzten Rippenanlage von der ventralen Leiste eine Verschiedenheit herausgebildet. Die betreffende Anlage zeigt aber eine erheblich geringere Größe als die der vorderen Rippen. Sie erscheint diesen gegenüber als rudimentär. Eine Heranziehung des geschilderten Befundes zur Beurtheilung der Rippenbildung überhaupt ist daher nicht angängig.

Die bei Embryonen von 26 mm noch vermisste Segmentirung der Wirbelsäule hat bei Thieren von 27 mm bereits begonnen. Zwar fehlt sie noch im Bereich der Chordascheide, die nunmehr innerhalb der Elastica etwa drei Lagen der für sie charakteristischen langgestreckten, koncentrisch angeordneten Zellen enthält. Innerhalb der Leisten hat aber die Abscheidung einer hyalinen Grundsubstanz zwischen den Zellen in den vertebralen Abschnitten begonnen, während sie in den intervertebralen Theilen derselben fehlt. Dadurch ist jetzt innerhalb der Leisten der Bereich der einzelnen Neuralbögen wie der einzelnen Basalstümpfe erkennbar. Die Entwicklung der Grundsubstanz beschränkt sich aber auf die nächste Nachbarschaft der Chorda. Sie nimmt in den ventralen Leisten, die uns künftighin

allein interessiren werden, ab, je mehr wir uns von der Chorda entfernen. Die in die Myosepten hineinziehenden, die Rippenanlagen enthaltenden Stränge haben sich dabei gegen früher gar nicht verändert. Von einer Schilderung derselben kann also Abstand genommen werden. Auch jetzt ist in ihnen eine Grenze zwischen Basalstumpf und Rippe nicht zu erkennen.

Selbst bei 35 mm langen Mustelusembryonen ist dies noch nicht möglich, trotz des hohen Entwicklungszustandes, den im Übrigen die Wirbelsäule bereits aufweist (Fig. 9 Taf. XIV). Hier ist auch im Bereich der Chordascheide eine Segmentirung eingetreten. Die vertebralen Abschnitte derselben unterscheiden sich durch den Beginn der Entwicklung von Intercellularsubstanz und durch erheblichere Dicke von den intervertebralen Theilen. Eine weitere Zunahme der hyalinen Grundsubstanz innerhalb der Leisten (*L*) lässt die vertebralen Abschnitte derselben im Vergleich zu den intervertebralen Theilen deutlich hervortreten. Die Kerne der bereits hyalinknorpligen Theile erscheinen vielfach etwas kleiner als im vorhergehenden Zustand, färben sich auch vielfach homogen. Gehen wir innerhalb der einheitlichen Basalstumpf-Rippenanlagen (*B—R*) weiter lateralwärts, so sehen wir, dass sich die hyaline Grundsubstanz allmählich verliert. Die Kerne werden wieder etwas größer und weisen ein deutliches Chromatingerüst auf. Zwischen ihnen bemerkt man eine feinkörnige trübe Substanz. Im Bereich der Myosepten (*S*) ändert sich in ganz allmählichem Übergang das Verhalten derart, dass die Zellkerne des Stranges wieder etwas kleiner werden, dichter zusammengedrängt liegen und sich auch etwas intensiver färben. Von irgend welcher Grenze innerhalb der Basalstumpf-Rippenanlage ist aber noch immer keine Rede.

Die Verhältnisse ändern sich etwas bei 48 mm langen Thieren (Fig. 10 und 11 Taf. XIV).

Im Ganzen hat hier die Wirbelsäule ihre für die Haie charakteristischen Eigenschaften erreicht. In der dicken Chordascheide (*Ch-Sch*) hat sich in den vertebralen Abschnitten die hyaline Grundsubstanz zwischen den Elementen vermehrt, während sie intervertebral fehlt. Stärkere vertebrale Dickenentfaltung der Chordascheide bedingt vertebrale Einschnürungen der Chorda. In den der Wirbelsäule aufsitzenden Bogenanlagen hat die Entwicklung hyaliner Grundsubstanz weitere Fortschritte gemacht.

Hier ist nun auch in dem innerhalb der Muskulatur gelegenen Theil der Basalstumpf-Rippenanlage hyaline Grundsubstanz zwischen

den Elementen aufgetreten (*R*), freilich in geringerem Maße, als in der Basis (*B*). Sie fehlt noch am lateralen Ende der Anlage. Verfolgen wir von hier aus die Anlage gegen die Wirbelsäule zu, so bemerken wir, dass die hyaline Grundsubstanz entsprechend dem Raum zwischen Arteria intervertebralis (*A.interv*) und Spinalnerv (*Spn*) allmählich aufhört (*a*). Die Anlage wird medianwärts fortgesetzt durch Gewebe, das im Wesentlichen noch denselben Charakter bewahrt hat, den es an gleicher Stelle im vorher beschriebenen Stadium besaß. Zwischen den Kernen findet sich eine feinkörnige trübe Substanz. Vielfach gelingt es Zellgrenzen zwischen den Kernen als feine Linien wahrzunehmen. Man erkennt, dass man es mit polyedrischen, dicht an einander gelagerten Elementen zu thun hat, die also mit Bindegewebszellen nicht verwechselt werden können. Weiter medial geht das beschriebene Gewebe allmählich in den hyalinen Knorpel im Bereich der ventralen Leiste über (*B*).

Wie der Vergleich mit späteren Stadien zeigt, entspricht der in der Entwicklung zurückgebliebene Theil der Anlage (*a*) der Gegend der späteren Grenze zwischen Basalstumpf und Rippe. Wir können also hier annähernd den Bereich beider Theile innerhalb der gemeinsamen Anlage bestimmen.

Die eben gegebene Schilderung bezieht sich aber nur auf die vorderen Rippen. Untersuchen wir die hintersten Rippen, so finden wir sie zunächst histologisch etwas weniger weit entwickelt als die vorderen. Sie nehmen caudalwärts an Länge ab. Die letzte gehörte zu dem letzten Rumpfwirbel. Die letzten Rippen stehen nun nicht in direktem Zusammenhang mit den Basalstümpfen (Fig. 12 Taf. XV *R* und *B*). Sie liegen vielmehr frei im Gewebe des horizontalen Septums (*S.hor*) und bleiben ein erhebliches Stück von ihren Basalstümpfen entfernt. An der lateralen Fläche der letzteren sind sie durch Bindegewebe (*b*) befestigt[1].

Schon mehrfach sahen wir rudimentäre Rippen ohne intimeren Zusammenhang mit der Wirbelsäule. Auch hier haben wir es mit Theilen zu thun, die, wie ihre Größenverhältnisse zeigen, rudimentären Charakter besitzen. Die frühe Lösung ihres ursprünglichen Zusammenhanges mit den Basalstümpfen (*s* pag. 27) erscheint daher als die Folge eingetretener Rückbildung.

Der älteste untersuchte Embryo maß 70 mm Länge (Fig. 13

[1] Mit diesen Befunden stimmen die Darstellungen, die Rabl für die Rippen von Pristiurus giebt, überein (s. u.).

Taf. XIV). Bei der mächtigen Entfaltung der Chordascheide (*Ch-Sch*) können wir hier bereits von Wirbelkörpern sprechen. Ihr Knorpelgewebe hängt durch weite Lücken der Elastica (*El*) mit dem Knorpel der Neuralbögen (*N*) und Basalstümpfe (*B*) zusammen.

Untersucht man die Rippen (*R*), so findet man auch sie naturgemäß stärker, ihre Intercellularsubstanz mächtiger entfaltet als vorher. Zwischen Basalstumpf und Rippe erkennt man eine schmale Zone (*a*), in welcher die Elemente dichter an einander liegen als medial und lateral davon. Diese Zone ist etwa drei bis vier Zellen breit. Das Perichondrium zieht unbeeinflusst über sie hinweg. Untersucht man die kritische Stelle bei starker Vergrößerung und am besten an Präparaten, die mit Hämatoxylin gefärbt sind, so findet man, dass sich auch zwischen ihren Elementen die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels findet, wenn auch in dünneren Lagen als es in der Nachbarschaft der Fall ist. Diese Grundsubstanz geht, wie Fig. 14 Taf. XVI zeigt, medial in die des Basalstumpfes (*B*), lateral in die der Rippe (*R*) über. Auch die im vorherigen Stadium in der Entwicklung zurückgebliebene Zone (Fig. 11 *a*) hat sich also zu hyalinem Knorpel weiter entwickelt. Die Knorpelgrundsubstanz von Rippe und Basalstumpf hängen jetzt durch einen Bereich schwächerer Entfaltung kontinuirlich mit einander zusammen. Selbst hier besteht also die Einheit von Rippe und Basalstumpf noch fort.

Die verhältnismäßig späte und schwächere Ausbildung der Intercellularsubstanz an der Basalstumpf-Rippengrenze ist leicht als eine Wirkung der Muskelbewegungen zu verstehen. Die Kontraktionen der Seitenrumpfmuskulatur, die weiterhin, wie wir unten sehen werden, die Rippe völlig abgliedern, halten an der Stelle der späteren Lösung von vorn herein die Ausbildung einer festeren Grundsubstanz zurück und lassen sie nicht zu stärkerer Entwicklung gelangen.

Im Anschluss an die Untersuchung der Rippenentwicklung von Mustelus, wenden wir uns zur Prüfung der gleichen Frage bei *Pristiurus melanostomus*.

Das jüngste untersuchte Exemplar maß 24 mm. Es wurde in ganzer Länge in Querschnitte zerlegt (Fig. 15 Taf. XVI). Im Vergleich zu den Mustelusembryonen gleicher Größe ist hier die Entwicklung der Wirbelsäule schon weit vorgeschritten. Innerhalb

der scharf und deutlich hervortretenden Elastica (*El*) findet sich bereits eine starke zellige Chordascheide (*Ch-Sch*). In den Anlagen der Neuralbögen, eben so in den Basalstumpfanlagen (*B*) hat sich bereits hyaline Grundsubstanz entwickelt. Dasselbe gilt für die schon vollkommen differenzirten Rippenanlagen (*R*). Genau wie bei Mustelus stehen die Rippenanlagen in vollständigem Zusammenhang mit den Basalstumpfanlagen. Ich müsste die Schilderung des Befundes bei einem etwa 48 mm langen Mustelus wiederholen, wenn ich die Verhältnisse bei dem vorliegenden Pristiurusembryo darstellen wollte. Genau wie dort, ist in der gemeinsamen Anlage von Basalstumpf und Rippe der zwischen den Vasa intervertebralia und dem Spinalnervenstamm liegende Abschnitt (*a*) in der Entwicklung etwas zurückgeblieben. Es fehlt hier noch die hyaline Zwischensubstanz. Der Raum zwischen den Kernen ist eingenommen von einer trüben, feinkörnigen Masse. Nach beiden Seiten hin, sowohl lateralwärts als gegen die Wirbelsäule zu ist der Übergang in die hyalinknorpligen Abschnitte der Anlage ein ganz allmählicher. Die Zwischenzone ist aber hier schmaler als bei Mustelus. Eben so wenig wie dort wird man ihre Elemente mit Bindegewebe verwechseln können.

Diese Beschreibung gilt nicht nur für die Rippen des ganzen Rumpfes, sondern auch für die des Schwanzanfanges, die allmählich schwächer werdend bis zum fünften Schwanzwirbel angetroffen werden. Nur das letzterem angehörige Rippenrudiment, das eine ganz unbedeutende Anhäufung von Zellen darstellte, schien von dem Basalstumpf selbständig zu sein.

Ein 34 mm langer Pristiurusembryo wies an den Basalstumpf-Rippenanlagen im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse auf, wie der oben beschriebene 70 mm lange Embryo von Mustelus. Die Wirbelsäule war hier schon weit entwickelt (Fig. 16 Taf. XVI). In der verhältnismäßig mächtigen Chordascheide (*Ch-Sch*) hatte vertebral bereits die Abscheidung von hyaliner Grundsubstanz zwischen den Zellen begonnen. Die Intercellularsubstanz in den Bögen hat zugenommen. Der Theil der Basalstumpf-Rippenanlage, der zwischen Vasa intervertebralia und Spinalnerven gelegen, noch im vorigen Stadium in seiner Ausbildung zurückgeblieben war (*a*), hat jetzt die übrigen Theile der Anlage eingeholt, und hyaline Grundsubstanz zwischen seinen Elementen abgeschieden. Er markirt deutlich die spätere Grenze zwischen Basalstumpf und Rippe, indem hier die Zellen etwas dichter liegen als in der Nachbarschaft. Die Kerne

dieser etwa vier Zelllagen breiten Schicht besitzen vielfach ovale Form und sind mit ihren Längsachsen in die Ebene der späteren Trennung von Rippe und Basalstumpf eingestellt. Die hyaline Grundsubstanz zwischen diesen Elementen geht medial in die Grundsubstanz des Basalstumpfes (*B*), lateral in die der Rippe über (*R*). Also auch hier hängen Rippe und Basalstumpf kontinuirlich mit einander zusammen. Von der Existenz eines differenten Zwischengewebes ist nicht die Rede.

Genau das Gleiche gilt nun bei dem untersuchten Exemplar für sämmtliche Schwanzrippen (Fig. 17 Taf. XV *R*). Es wurden hier sechs gezählt. Sie hängen mit den ventral bereits verlängerten Basalstümpfen (*B*) kontinuirlich zusammen. Nur liegen die Elemente an der Stelle der späteren Abgliederung (*a*) an den zwei letzten Rippen etwas dichter als es vorn der Fall war. In den auf den sechsten Schwanzwirbel folgenden Segmenten fanden sich entsprechend der Lage des horizontalen Septums ganz schwache Höcker an der Außenseite der Basalstümpfe.

Eine vollkommene Übereinstimmung mit den Thatsachen, die wir bei Mustelus und Pristiurus feststellen konnten, boten die Befunde bei Embryonen von *Scyllium canicula* (von **25** und **34** mm Länge). In den vorderen Rumpfabschnitten finden wir einheitliche Basalstumpf-Rippenanlagen. In den Theilen derselben, die in den ventralen Leisten liegen, hat sich bereits hyaline Grundsubstanz entwickelt. Das Gleiche gilt für den Bereich der späteren Rippe mit Ausnahme ihres lateralen Endes. Die spätere Abgliederungsstelle zeichnet sich auch hier dadurch aus, dass hyaline Grundsubstanz zwischen ihren Elementen noch fehlt.

Schließlich wollen wir noch unsere Befunde an Embryonen von *Torpedo ocellata* mittheilen.

Das jüngste untersuchte Exemplar maß **15** mm. Es war in eine Querschnittserie zerlegt, die ich Herrn Professor Maurer verdanke, und stellte den jüngsten Selachierembryo vor, der für meine Zwecke verwerthet werden konnte (Fig. 18 Taf. XVI).

Von einer zelligen Chordascheide war hier noch nichts wahrzunehmen. Die Chorda war von einem ganz dünnen hellen Saum umschlossen. Die vier leistenartigen Gewebsverdichtungen, die, wie

bekannt, der Chorda aufsitzend die Anlagen der Neuralbögen und Basalstümpfe enthalten, fehlen hier noch völlig. Wohl aber sind die Elemente in unmittelbarer Nachbarschaft der Chorda und zwar im Bereich ihres seitlichen Umfangs etwas dichter angeordnet als in der weiteren Umgebung. Genau entsprechend den Myosepten geht von diesen Gewebsanhäufungen ein breiter Strom von Zellen (*A*) aus, der gegen das locker gefügte embryonale Bindegewebe der Nachbarschaft nicht besonders scharf abgegrenzt ist. — Er verbindet die transversalen Myosepten mit dem perichordalen Gewebe.

Der nächst ältere untersuchte Torpedo-Embryo maß 20 mm. Die Chordascheide enthält hier bereits Zellen, die in der bekannten koncentrischen Anordnung etwa 4 Lagen bilden. Nach außen von der Chordascheide findet man die Elastica, die dorsal und ventral von der Chorda deutlich hervortritt, in den übrigen Theilen dagegen nur bei genauer Untersuchung in spärlichen Resten erkennbar ist. Immerhin genügen diese Spuren zur Bestimmung des Bereiches der zelligen Chordascheide[1]. Nach außen von der Elastica hat sich das skeletoblastische Gewebe zu den bekannten vier Leisten verdichtet. Die dorsalen und ventralen Leisten hängen seitlich von der Chorda durch eine ziemlich dicke Zellenlage zusammen. Die innerste Schicht der letzteren, sowie die basalen Theile der Leisten zeigen bereits zwischen den Zellen hyaline Grundsubstanz. Während im Bereich der Chordascheide eine Segmentirung noch nicht eingetreten ist, ist sie innerhalb der Leisten bereits ausgebildet. Vertebral hat sich die helle Intercellularsubstanz weiter ausgedehnt, als es intervertebral der Fall ist.

An Stelle der nur wenig scharf begrenzten Zellenmasse, die das perichordale Gewebe im vorher besprochenen Stadium mit den transversalen Myosepten in Zusammenhang setzt, gehen nun hier jederseits von den ventralen Leisten deutlich sich abhebende Zellenstränge aus, die schräg lateral- und gleichzeitig etwas caudalwärts ziehen. Ich brauche nach den bei den Squaliden gemachten Erfahrungen nicht erst darauf hinzuweisen, dass die Zellstränge die Basalstumpf-Rippenanlagen bilden. Jeder Strang besteht aus dicht an einander gelagerten Elementen der gleichen Art, wie sie die Theile der Leisten zusammensetzen, welche noch keine hyaline Grundsubstanz aufweisen. Er zieht, genau wie bei den Squaliden, zwischen dem Spinalnervenstamm und den Vasa intervertebralia hindurch zu dem ihm ent-

[1] Vgl. H. Klaatsch, l. c.

sprechenden transversalen Myoseptum. Hier geht er kontinuirlich in das Gewebe desselben über. In der Fortsetzung des Stranges ist das septale Gewebe besonders dicht und zeigt meist ovale Kerne, die mit ihren Längsachsen in der Verlaufsrichtung der Muskelfasern der Myomeren eingestellt sind. Weiter dorsal und ventral lockert sich innerhalb des Myoseptums das Zellengefüge etwas. Wie der Vergleich von Quer- und Horizontalschnitten lehrt, ist aber innerhalb der Muskulatur von einer abgegrenzten Rippenanlage noch nicht die Rede. Ein analoges Verhalten fanden wir auch bei den Squaliden. Nur war dort bei dem jüngsten untersuchten Embryo die Basalstumpf-Rippenanlage in den medialen Theilen der Septen bereits differenzirt, während das hier noch nicht der Fall ist. Bei Torpedo liegen uns also frühere Entwicklungsstadien vor. Übrigens fehlt hier noch die Ausbildung des horizontalen Myoseptums, wenn auch durch eine Einknickung der noch einheitlichen Muskelplatte die Stelle seines späteren Auftretens angezeigt ist.

In ihrer definitiven Länge finde ich die Rippen angelegt bei einem **24** mm langen Embryo.

Zur allgemeinen Charakterisirung des Entwicklungsstadiums sei bemerkt, dass hier auch in der stark verdickten Chordascheide eine Segmentirung aufgetreten ist; intervertebral finden sich ihre Element dichter angeordnet als vertebral. Die Ausbildung der hyalinen Grundsubstanz innerhalb der Leisten hat zugenommen. Das die dorsalen und ventralen Leisten seitlich von der Chorda mit einander verbindende Gewebe zeigt gleichfalls segmentale Differenzirung durch schwächere Ausbildung in den intervertebralen Bezirken. Die Muskulatur besitzt bereits im Wesentlichen die gleiche Anordnung, wie beim fertigen Thier.

Auch hier finden wir eine einheitliche Basalstumpf-Rippenanlage. Anders als im vorhergehenden Stadium können wir sie aber jetzt in die Transversalsepten hinein verfolgen. Das Gewebe derselben hat im Übrigen lockere Fügung angenommen und lässt dadurch die Rippenanlagen als Stränge dicht gedrängter Zellen scharf hervortreten. Hier ist sogar der Bereich der späteren Rippe innerhalb der einheitlichen Anlage bereits erkennbar. Auch in dem Rippenantheil ist nämlich hyaline Grundsubstanz aufgetreten, während sie in einer schmalen Zone, der späteren Abgliederungstelle entsprechend, noch fehlt. Wie im Übrigen erkennen wir auch hierin eine Übereinstimmung mit dem Verhalten der Anlagen bei den Squaliden.

Es möge endlich hier noch erwähnt werden, dass sich in der

Schwanzregion nur noch eine Rippenanlage zeigt, die genau wie die vorderen Rippen in kontinuirlichem Zusammenhang mit dem zugehörigen Basalstumpf stand, dieser hatte sich bereits mit dem anderseitigen zu einem Hämalbogen vereinigt.

Suchen wir uns jetzt im Zusammenhang ein Bild von der Rippenentwicklung bei den Selachiern zu entwerfen. Es wird erlaubt sein, hierbei auch die jüngsten uns nur von Torpedo vorliegenden Entwicklungsstadien zu verwerthen.

Wir gehen aus von einem Zustand, in welchem gesonderte Skeletanlagen noch fehlen (Torpedo 15 mm). Hier steht jedes transversale Myoseptum mittels eines Bezirkes dichterer Zellenanordnung mit dem perichordalen Gewebe in Zusammenhang. Letzteres zeichnet sich auch durch dichteres Gefüge vor dem Gewebe der weiteren Umgebung aus.

Weiterhin entstehen im perichordalen Gewebe die bekannten beiden Leistenpaare als erste Anlagen dorsaler und ventraler Bogenbildungen. Die Verbindung mit den Myosepten erhält sich dabei. Die Zellbrücken, die den Zusammenhang vermitteln, grenzen sich als Stränge schärfer gegen die Umgebung ab und bleiben medial in kontinuirlichem Zusammenhang mit den ventralen Leisten. Lateral gehen sie ohne Grenze in das noch indifferente Gewebe der Myosepten über.

In den ventralen Leisten sind die Anlagen der Basen der Basalstümpfe enthalten. Die beschriebenen Stränge entsprechen den lateralen Enden der späteren Basalstümpfe und den medialen der späteren Rippen. Wir haben hier also ein Stadium, in welchem der mediale Theil einer einheitlichen Basalstumpf-Rippenanlage zur Sonderung gelangt ist (Torpedo 20 mm).

Innerhalb der ventralen Leisten sondern sich die den Basalstümpfen zugehörigen vertebralen Theile durch das Auftreten hyaliner Intercellularsubstanz von den intervertebralen Abschnitten. Ferner sondert sich lateralwärts fortschreitend innerhalb des Gewebes der transversalen Myosepten ein Strang von dicht angeordneten Zellen in der direkten Fortsetzung des früher ausgebildeten Abschnittes der Basalstumpf-Rippenanlage. Er entspricht dem Haupttheil der späteren Rippe. Das Gewebe des Septums nimmt im Übrigen ein lockereres Gefüge an. Damit ist die einheitliche Basalstumpf-Rippenanlage in ihrer ganzen Ausdehnung entwickelt.

Jetzt entsteht auch im Bereich der späteren Rippe hyaline Intercellularsubstanz zwischen den Elementen und zwar beginnt dieser Process innerhalb der Anlage medial und schreitet lateralwärts fort. Es bleibt also ein Bezirk, der, wie aus dem Vergleich mit älteren Stadien ersichtlich, der Gegend der späteren Abgliederungsstelle der Rippe entspricht, noch eine kurze Zeit auf dem Entwicklungszustand des vorhergehenden Stadiums. Diese Zone ist bei Scyllium und Pristiurus schmaler als bei Mustelus. Die Einheit der Anlage bleibt dabei vollkommen bestehen.

Bald holt der zurückgebliebene Theil der Anlage die übrigen Theile ein. Wir haben dann eine durchweg hyalin-knorplige, einheitliche Basalstumpf-Rippenanlage. Die spätere Abgliederungsstelle ist aber noch dadurch kenntlich, dass hier die Knorpelgrundsubstanz schwächer entfaltet ist als in der Nachbarschaft.

Später trennt sich die Basalstumpf-Rippenanlage an der bereits angezeigten Stelle in Basalstumpf und Rippe, indem hier die Knorpelgrundsubstanz fibrillär zerfällt und damit eine ligamentöse Verbindung entsteht (Fig. 2 Taf. XIII). Die frühzeitig auftretenden Besonderheiten der Abgliederungsstelle, sowie der Abgliederungsvorgang selbst sind veranlasst durch die Aktionen der Seitenmuskulatur, die wir weiter unten noch würdigen wollen.

Von dem hier geschilderten Entwicklungsgang weichen nur die rudimentären hintersten Rippen in einzelnen Fällen ab. Dies wurde bei *Mustelus vulgaris* beobachtet. Die hintersten Rippen lösen frühzeitig ihre kontinuirliche Verbindung mit der Wirbelsäule und hängen dann nur durch Bindegewebe mit ihr locker zusammen. Da es sich aber um rudimentäre Theile handelt, ist ihr Verhalten zur Beurtheilung der Rippen nicht heranzuziehen.

Wie der Leser sieht, enthalten meine Befunde eine Bestätigung der Angaben, die Goette, dann auch Balfour, von der Rippenentwicklung der Selachier gegeben haben. Sie stehen im Gegensatz zu der Darstellung, die Rabl von demselben Vorgang gab, obwohl ich auch diejenige Art untersucht habe, die vor Allem Rabl's Untersuchungen gedient hat, nämlich Pristiurus.

Es ist von Wichtigkeit meine Abweichung von Rabl noch etwas zu beleuchten. Zunächst hat Rabl, trotz seiner Ansicht von der Selbständigkeit der Rippenanlage, Beobachtungen gemacht, die augenscheinlich mit den meinigen übereinstimmen. An einer Sagittalschnitt-

serie durch einen Pristiurusembryo von 24 mm Länge findet er nämlich Folgendes (XV, pag. 101): »Die Rippenanlagen sind als Gewebsverdichtungen zu erkennen, die in den transversalen Muskelsepten an der unteren Fläche des in Bildung begriffenen horizontalen Septums liegen[1]. Diese Gewebsverdichtungen setzen sich nach einwärts bis zu den ventralen Längsleisten fort.« Dies ist das Gleiche, was ich speciell für Mustelus und Torpedo beschrieben habe. Wenn Rabl dann fortfährt, dass die Gewebsverdichtungen nicht dort am dichtesten sind, wo sie sich an die Längsleisten ansetzen, dass man sogar manchmal Mühe habe, sie unmittelbar neben den Längsleisten zu erkennen, so liegt doch auch in dieser Bemerkung die Anerkennung eines Zusammenhanges der Basalstumpfanlage und der Rippenanlage eingeschlossen. Ich habe aber im Gegensatz zu Rabl bei meinem Material eine Schwierigkeit, die Rippenanlagen auf Quer- und Horizontalschnittserien bis zu den Längsleisten zu verfolgen, nicht finden können (Fig. 8 und 9 Taf. XIV).

Rabl sagt dann ferner (pag. 102), dass bei seinen älteren Stadien von Pristiurus (bis zu 34 mm Länge) »das Gewebe, welches die Rippenanlagen mit den Bogenstümpfen (= Basalstümpfen) verbindet, durch seine lockere Beschaffenheit sehr deutlich von jenem der Bogenstümpfe verschieden« ist, »so dass also von einem direkten Zusammenhang von Bogen und Rippen nicht die Rede sein kann«. Dem gegenüber kann ich mich nur auf meine auch in den Abbildungen dargestellten Befunde berufen, welche die Einheit der Basalstumpf-Rippenanlagen feststellen (vgl. Fig. 15 u. 16 Taf. XVI). Erklärlich werden mir aber die Rabl-schen Angaben durch die vielfach betonte und auch völlig verständliche Thatsache, dass im Bereich der späteren Abgliederungsstelle die histologische Ausbildung der Anlage sich verzögert und erst später als im übrigen Theile Knorpelgrundsubstanz producirt wird. Damit kann wohl der bezeichnete Bezirk zeitweilig als eine Art Zwischenstück zwischen Basalstumpf und Rippe erscheinen. Er hängt jedoch in kontinuirlichem Übergang mit den übrigen Theilen der Anlage zusammen, ist ja auch in früheren Stadien in keiner Weise von ihnen gesondert und wandelt sich später eben so wie alle anderen Theile der Anlage in hyalinen Knorpel um.

Rabl beschreibt und zeichnet nun aber, dass an einem vorderen Schwanzwirbel eines 34 mm langen Pristiurus zwischen Rippe und

[1] Die Lagerung der Rippen zum Horizontalseptum ist bereits oben (pag. 14) besprochen worden.

Basalstumpf Bindegewebe liegt (vgl. l. c. Taf. VI Fig. 7). Ich kann natürlich hier nicht die Richtigkeit der Rabl'schen Beschreibung und Abbildung bezweifeln. Für die letzten rudimentären Rippen von älteren Mustelusembryonen habe ich Ähnliches feststellen können (Fig. 12 Taf. XV). Allerdings habe ich die Schwanzrippen eines 34 mm langen Pristiurusembryos eben so wie die vorderen Rippen (Fig. 16) in kontinuirlichem, hyalinknorpligem Zusammenhang mit den Basalstümpfen gefunden, wie Fig. 17 Taf. XV zeigt. Dennoch ist es denkbar, dass zwischen den Individuen derselben Art im Verhalten der letzten schon mehr oder weniger rudimentären Rippen Verschiedenheiten bestehen. Ich muss aber nochmals betonen, dass Befunde gerade an diesen letzten Rippen keinerlei allgemeinere Schlüsse erlauben, weil man es eben mit in Rückbildung begriffenen Theilen zu thun hat.

Im Gegensatz zu der Rabl'schen Auffassung halte ich also an der ursprünglichen Einheit der Anlage der oberen Rippe und des zugehörigen Basalstumpfes fest.

Aus der Einheitlichkeit der embryonalen Anlage ergiebt sich auch mit größter Wahrscheinlichkeit ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen Basalstumpf und oberer Rippe. Wir sahen nun, dass die Anfänge der Basalstumpf-Rippenanlage in der Nähe der Wirbelsäule auftreten und sich von hier lateralwärts ausdehnen. — Das Gewebe der transversalen Myosepten selbst, in welchem der laterale Theil der Basalstumpf-Rippenanlage zur Sonderung kommt, ist, wie Rabl feststellte, in gleichem Sinne vorwachsend zwischen die Myomeren eingedrungen. — Wir sehen ferner die weitere histologische Ausbildung der Basalstumpf-Rippenanlage im Wesentlichen in derselben Richtung vor sich gehen. Diese Beobachtungen sprechen für eine gleichartige phylogenetische Entwicklung des Basalstumpf-Rippenkomplexes. Die basalen Theile sind älter, als die lateralen. Die obere Rippe wird also als ein später abgegliederter Auswuchs des primitiven Basalstumpfes aufzufassen sein.

2) *Teleostier.*

An die Prüfung der Rippenentwicklung bei den Selachiern wollen wir gleich die Untersuchung der Entwicklung der oberen Teleostierrippen anschließen.

Bereits Grassi bringt (X, pag. 40) hierher gehörige Beobachtungen für Salmo. Er sagt von den oberen Rippen oder Cartilagines intermusculares Bruch's: Esse sono riconoscibili un bel po' più tardi delle coste (d. h. Pleuralbögen) e già al loro comparire sono unite cogli archi inferiori per mezzo di un tessuto connettivo compatto.

Wir untersuchen eine 2,4 cm lange Forelle. Da die Entwicklung des Achsenskelets caudalwärts fortschreitet und damit in den hinteren Abschnitten des Körpers noch primitivere Zustände sich vorfinden, als weiter vorn, so können wir hier verschiedene Stadien der Entwicklung der oberen Rippen antreffen.

In Querschnitten durch den Anfang der hinteren Rumpfhälfte finden wir an der Stelle, die später die hyalin-knorplige obere Rippe einnimmt (vgl. pag. 20 u. Fig. XI pag. 58), einen Gewebsstrang, der sich auf den Schnitten als eine deutlich hervortretende Gruppe von Zellen mit rundlichen Kernen darstellt. Diese erste Anlage verhält sich genau so wie die erste Anlage der Pleuralbogen (s. u.). Sie unterscheidet sich von ihr dadurch, dass sie nicht direkt mit dem Basalstumpf in Verbindung steht. Sie reicht vielmehr nur bis in die Mitte des horizontalen Septums und wird dann medial fortgesetzt durch einen Bindegewebsstrang, in dem zahlreiche langgestrekte Kerne hervortreten. Dieses Ligament liegt genau wie die Rippenanlage selbst im ventralen Rande des dorsalen Transversalseptums dem horizontalen Septum angeschlossen und befestigt sich medial an der Wirbelsäule. Verfolgen wir die Rippenanlage lateralwärts, so sehen wir, dass sie nicht auf den Bereich des Horizontalseptums beschränkt bleibt, sondern in ihrem transversalen Septum zwischen dem dorsalen Theil des Muskels der Seitenlinie und der Hauptmasse der Seitenrumpfmuskulatur ein Stück dorsalwärts zieht. Ihr Ende verhält sich also eben so wie der dorsale Schenkel des Restes der oberen Rippen bei den Clupeiden. Die Anlage der oberen Rippe ist danach verhältnismäßig länger als der fertig gebildete Theil (s. o. pag. 20 u. f.).

Nach hinten zu werden die Rippenanlagen kürzer. Sie sind aber noch im Anfangstheil des Schwanzes anzutreffen.

In den vordersten Abschnitten des Rumpfes finden sich die Rippenanlagen in gleicher Ausdehnung, wie eben dargestellt wurde. Im proximalen Theil der Anlage beginnt aber bereits die Bildung hyaliner Intercellularsubstanz. Lateral fehlt sie noch.

An diesen Zustand lässt sich der Befund unmittelbar anreihen, den die Rippe bei der oben beschriebenen einjährigen Forelle darbot. Die Anlage hat sich zu einem hyalin-knorpligen Stab weiter

entwickelt. Gleichzeitig hat sie aber an Länge eingebüßt. Diese Verkürzung im Verlaufe der Ontogenese charakterisirt die obere Rippe der Teleostier zur Genüge als eine rudimentäre Bildung. Auf dieser Eigenschaft beruht auch offenbar das Fehlen jeden direkten Zusammenhangs der oberen Rippen mit den Basalstümpfen.

b. Die Entwicklung der unteren Rippen (Pleuralbögen).

Es wird sich jetzt darum handeln, die Herkunft der unteren Rippen (Pleuralbögen) durch Untersuchung ihrer Ontogenese festzustellen.

Mir standen Embryonen von *Salmo salar* und *S. fario* zur Verfügung.

Untersuchen wir einen Lachsembryo vom **34**. Tage, so finden wir noch keine Spur von Rippenanlagen. Wohl aber sind die oberen Bögen und die Basalstümpfe bereits angelegt. Betrachten wir die Basalstümpfe genauer, so finden wir in ihnen schon hyaline Grundsubstanz zwischen den Elementen in der Nähe der Chorda dorsalis. Letzterer sitzen die Basalstümpfe breit an. Ventralwärts verjüngen sie sich etwas, so dass sie auf dem Querschnitt dreieckig erscheinen. Gleichzeitig fehlt in dem von der Chorda entfernteren Theil der Anlage noch die helle Grundsubstanz. Die Zellen liegen hier dichter an einander und besitzen kleinere Kerne als dort.

In der direkten Verlängerung der Basalstumpfspitze finden wir nun bei Embryonen vom **51**. Tage die Pleuralbögenanlagen. Sie bestehen aus einem dünnen Strang von Zellen, der den medialen Rand des entsprechenden Myoseptums einnimmt. Auf Querschnitten trifft man hier kleine Gruppen von etwa vier bis fünf Zellen mit runden oder auch etwas ovalen Kernen. Dieser Strang geht dorsalwärts kontinuirlich in den Basalstumpf über. Letzterer hat sich gegenüber dem vorigen Stadium durch stärkere Ausbildung der Grundsubstanz verändert. Distalwärts lässt sich die Pleuralbogenanlage noch bis zum dorsalen Bereich der Leibeshöhle verfolgen.

Auf etwas höherer Entwicklungsstufe treffen wir die gesammte Anlage bei **55** tägigen Lachsembryonen (Fig. 19 Taf. XVI). Nicht nur die Basalstümpfe (*B*) haben durch weitere Ausbildung hyaliner Intercellularsubstanz eine höhere Entwicklungsstufe erreicht, auch die Anlagen der Pleuralbögen (*Plb*) erscheinen auf dem Querschnitt umfangreicher und springen leicht in die Augen. Hyaline Grundsubstanz fehlt ihnen aber noch gänzlich. Unschwer kann man sich von

ihrem völligen Zusammenhang mit den Basalstümpfen überzeugen. Von einem Zwischengewebe ist nicht die Rede. Genau das gleiche Verhalten zeigten auch die ersten Anlagen der oberen Rippen bei den Selachiern.

Es muss hier hervorgehoben werden, dass in diesem wie auch schon im vorhergehenden Stadium die Pleuralbogenanlagen leicht verwechselt werden können mit subperitonealen Bindegewebszügen, die vom Perichondrium der Basalstümpfe ausgehen (*C*). Diese fasrigen Stränge bestehen aus lang ausgezogenen Zellen mit länglichen, spindelförmigen Kernen, die alle in gleicher Richtung verlaufen. Die Rippenanlagen liegen unmittelbar nach außen von diesen Bindegewebssträngen, sind aber durch die Form und Größe ihrer Kerne deutlich von ihnen zu unterscheiden.

Die eben beschriebene erste Anlage der unteren Rippen ist bereits Goette bekannt gewesen. Er beschreibt sie als einen »dichten, zellenreichen Gewebsstrang«, der vom Ende der knorpligen Bogenbasis ausgehend schräg rückwärts und abwärts zieht (Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XVI pag. 135 und Taf. VIII Fig. 14). Bei Scheel vermisse ich eine Darstellung dieses ersten Stadiums der Rippenentwicklung gänzlich.

Der weitere Verlauf der Rippenentwicklung musste an Forellenembryonen untersucht werden.

Ein junger *Salmo fario* von **1,5** cm Länge stellt ein älteres Entwicklungsstadium vor, als der 55tägige Lachsembryo. Man sieht dies beim ersten Blick auf die Wirbelsäule. Die Chordascheide, die bei jenem Lachs eine ganz dünne Lage unterhalb der Elastica darstellte, ist hier zu einer mächtigen Schicht angewachsen, augenscheinlich auf Kosten des Chordaepithels, das bei der vorliegenden Forelle bedeutend niedriger ist als bei dem Lachs von 55 Tagen. Auch die hyaline Grundsubstanz der Bögen hat sich verändert. Sie hat nicht nur zugenommen, sondern verhält sich jetzt auch Farbstoffen gegenüber anders. Während in dem jüngeren Stadium die Intercellularsubstanz sich mit Boraxkarmin schwach rosa färbt, nimmt sie hier keine Farbe mehr an.

Das Verhalten der Anlagen der Pleuralbögen schließt sich aber unmittelbar an den oben geschilderten Zustand an. Vor Allem konstatiren wir wieder ihren kontinuirlichen Zusammenhang mit den Basalstümpfen. Hier ist innerhalb der Pleuralbögenanlage bereits hyaline Grundsubstanz zwischen den Elementen aufgetreten. Dies ist aber nicht in direkter Fortsetzung des Bereichs hyalinen Knorpels

innerhalb der Basalstumpfanlage erfolgt. Von ihm ist vielmehr der betreffende Theil der Rippenanlage getrennt durch einen schmalen Bezirk, in welchem die Abscheidung von hyaliner Intercellularsubstanz noch nicht eingetreten ist, der also noch in dem Zustand sich befindet, den vorher die gesammte Pleuralbogenanlage aufwies. Diese schmale Zone entspricht der späteren Abgliederungsstelle des Pleuralbogens. Auch im distalen Theil der Anlage fehlt noch hyaline Intercellularsubstanz.

Es scheint mir nicht zweifelhaft, dass Grassi einen derartigen Befund im Auge hatte, wenn er (X, pag. 37) sagt: »Nel luccio e nel salmone, tra l'arco trasverso e la costa, nel primo momento resta un sottile strato di tissuto connettivo embrionale.« Es handelt sich aber, wie man mit aller Sicherheit feststellen kann, an der bezeichneten Stelle nicht sowohl um embryonales Bindegewebe, sondern um einen in der Entwicklung etwas zurückgebliebenen Theil der einheitlichen Anlage von Basalstumpf und Pleuralbogen. Einen genau entsprechenden Zustand konnten wir auch bei der Entwicklung der Selachierrippe konstatiren.

In durchweg hyalinknorpligem Zustand treffen wir die gesammte einheitliche Basalstumpf-Pleuralbogenanlage bei Forellen von 2,4 cm Körperlänge (Fig. 20 Taf. XVI). Auch im Bereich der späteren Grenze (*a*) zwischen unterer Rippe (*Plb*) und Basalstumpf (*B*) findet sich nunmehr zwischen den Elementen hyaline Grundsubstanz, die dorsal in die des Basalstumpfes, ventral in die des Pleuralbogens übergeht. Allerdings ist die Grundsubstanz in der späteren Trennungszone schwächer entwickelt als im übrigen Theil der Anlage.

Analoge Verhältnisse trafen wir in späteren Stadien der Rippenentwicklung bei den Selachiern. Wie dort, werden wir auch hier das Zurückbleiben der zukünftigen Abgliederungsstelle in ihrer histologischen Entwicklung auf dieselben Faktoren zurückführen, die weiterhin die Lösung der Rippe vom Basalstumpf bewirken (vgl. pag. 48).

Der kontinuirliche Zusammenhang der Basalstumpf- und Pleuralbogenanlage auch in diesem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium ist bereits durch A. Müller, Goette, Grassi und Scheel bekannt geworden.

Nachdem nunmehr auch in dem freien Ende der Pleuralbogenanlage hyaline Grundsubstanz aufgetreten ist, stellt diese einen Stab vor, der an seinem vertebralen Ende dicker, weiterhin allmählich dünner wird und in seinem größten Theil aus einer einfachen Reihe von Knorpelzellen besteht. Er ist bereits, eben so wie der Basal-

stumpf, von einer dünnen Knochenscheide überzogen (*K*), die nur sein freies Ende und die Abgliederungszone frei lässt.

Von Bedeutung ist endlich noch, dass die Pleuralbogenanlage im Vergleich mit ihrer Ausdehnung beim ersten Auftreten bedeutend an Länge zugenommen hat. Sie umfasst bereits einen großen Theil des Umfangs der Leibeshöhle.

Abweichungen von dem oben geschilderten Verhalten zeigen nur die letzten und gleichzeitig rudimentären Pleuralbögen. Bei der Forelle von 2,4 cm Länge hingen die letzten Pleuralbögen nicht unmittelbar, sondern durch Bindegewebe mit den zugehörigen zur Umschließung der Caudalgefäße verlängerten Basalstümpfen zusammen. Wir wissen nun durch Goette, dass auch hier ursprünglich Basalstumpf und Pleuralbogenanlage zusammenhängen, dass aber zwischen Pleuralbogen und Basalstumpf das weiche Gewebe der ersten Anlage sich früh in »Bandmasse« verwandelt.

Derselbe Vorgang stellte sich auch an den letzten Rippen von Mustelus heraus. Hier wie dort bringen wir die frühzeitige Lösung der Verbindung von Basalstumpf und Rippe in Zusammenhang mit dem rudimentären Charakter der hintersten Rippenbildungen.

Der erste Beginn einer Zerlegung der einheitlichen Anlage in Basalstumpf und Pleuralbogen fand sich bei einjährigen, 5 cm langen Forellen.

Die Entwicklung der Wirbelsäule ist hier natürlich schon sehr weit gediehen. Starke Knochenlagen umfassen die Chorda im Bereiche der Wirbelkörper. Die Knochenhüllen der Basalstümpfe wie die der Rippen haben sich gegenüber dem früheren Zustand verdickt. Noch immer besteht aber ein kontinuirlicher Zusammenhang des Knorpels von Basalstumpf und Rippe. Der Bezirk, in welchem die Abgliederung vor sich gehen soll, bildet eine ein bis zwei Zellen dicke Lage, die sich durch besonderes Verhalten ihrer Elemente auszeichnet. Fast durchweg sind die Kerne der hier liegenden Knorpelzellen auffallend groß. Die schwach entwickelte Intercellularsubstanz ist nicht so durchscheinend, wie im Basalstumpf und im Pleuralbogen, sondern etwas trüber und dunkler als jene. Die Trennungszone ist ferner noch dadurch deutlich abzugrenzen, dass die ihr benachbarten Knorpelzellen beiderseits in der Richtung senkrecht zu ihr etwas abgeplattet sind. Endlich beobachtet man, dass zwischen Trennungszone und Basalstumpf einerseits, Pleuralbogen andererseits eine dünne Knochenlamelle von der Peripherie her in den Knorpel eindringt. Noch ist es hier nicht zu einer völligen Durch-

trennung gekommen. Der Augenschein lehrt aber, dass sie in einem wenig älteren Stadium vollendet sein muss. Die knorplige Zwischenzone verbindet dann die von Knochengewebe überzogenen Enden des Basalstumpfes und des Pleuralbogens. Wenn wir uns an die sehr ähnlichen Befunde an den Pleuralbögen von Calamoichthys erinnern (pag. 10), werden wir nicht daran zweifeln, dass aus dem verbindenden Hyalinknorpel durch fasrigen Zerfall der Intercellularsubstanz das Basalstumpf und Rippe verbindende Ligament wird. Einen entsprechenden Vorgang zeigte uns auch die Ontogenese der Selachierrippe.

Mit dieser Darstellung weiche ich von den Angaben Scheel's über den Vorgang der Abtrennung der Pleuralbögen bei den Salmoniden ab. Nach Scheel soll eine Ringfurche von der Peripherie her eindringen und die Trennung bewirken. Das in dieser Ringfurche einwuchernde Bindegewebe soll später Basalstumpf und Pleuralbogen zusammenhalten. Die Trennung soll bereits bei 3—4 cm langen Forellen vollendet sein. Ich kann diesen Angaben nur meine obige Beschreibung entgegenstellen. Übrigens hat Scheel für Rhodeus amarus einen Abgliederungsmodus des Pleuralbogens beschrieben, der mit meinen Beobachtungen an der Forelle im Wesentlichen übereinstimmt.

Schließlich hätte ich noch zu erwähnen, dass die Pleuralbögen der einjährigen Forelle in der auch beim erwachsenen Thier bekannten Weise weit ventralwärts herabreichen und den größten Theil des Umfangs der Leibeshöhle umfassen.

Welche Antwort ergiebt sich nun aus der Ontogenese der Pleuralbögen auf die Frage nach ihrer Phylogenese?

Die Basalstümpfe treten ontogenetisch früher auf als die Pleuralbögenanlagen. Sie sind also jedenfalls phylogenetisch älter. Die Anlagen der Pleuralbögen stehen ferner von vorn herein in Kontinuität mit den Basalstumpfanlagen. Die histologische Ausbildung der einheitlichen Anlage schreitet gegen ihr freies Ende fort, so dass die oberen Theile den unteren immer voraus sind. — Nur der Bereich der späteren Abgliederungsstelle bleibt aus begreiflichen Gründen (s. o.) dauernd hinter den übrigen Theilen etwas zurück. — In gleichem Sinne nimmt die Pleuralbogenanlage allmählich an Länge zu. Die ganzen Verhältnisse weisen darauf hin, dass die unteren Rippen (Pleuralbögen) als abgegliederte Fortsätze der

primitiven Basalstümpfe aufzufassen sind. Sie sind in diesem Sinne gleichartig den oberen Rippen, wenn sie mit ihnen auch nicht homologisirt werden dürfen. Die Basalstümpfe haben also, in zwei verschiedenen Richtungen auswachsend, obere und untere Rippen hervorgehen lassen.

Es wäre nun aber doch möglich, dass man die Thatsachen der Rippenentwicklung bei Selachiern und Teleostiern anders beurtheilte, als es hier geschehen ist. Man könnte die Einheit der ersten Rippen- und Basalstumpfanlagen nur als die Folge einer rein ontogenetischen Zusammenfassung des Materials für ursprünglich gesonderte Theile auffassen, wie sie uns in der Ontogenese so vielfach entgegentritt. Die Rippenentwicklung wäre dann in hohem Maße cänogenetisch umgestaltet. Der spätere hyalinknorplige Zusammenhang von Rippe und Basalstumpf würde allerdings auf einen entsprechenden phylogenetischen Zustand hinweisen. Dieser wäre aber als ein sekundärer zu beurtheilen.

Die Möglichkeit einer solchen Auffassung fordert auf, uns einmal in ihrem Sinne die Phylogenese der Rippen vorzustellen: Das Auftreten von Rippen kann nur in geringen Anfängen begonnen haben. Es erfolgte in dem derben sehnigen Gewebe der Myosepten. Hier eingelagerte isolirte Stücke von hyalinem Knorpel können nun für die Leistung der Septen gar keine Bedeutung haben, denn diese beruht auf ihrer Festigkeit und auf ihrem Zusammenhang mit der Wirbelsäule. Beides wird durch die angenommenen jungen Rippenbildungen nicht befördert werden. Wir könnten daher nur annehmen, dass die Anfänge der Rippen sich ohne wesentliche Leistung weiter entwickelt haben, bis sie, zur Verschmelzung mit Theilen des Achsenskelets gelangt, erst Bedeutung gewannen.

Denken wir uns andererseits die Rippen phylogenetisch als Auswüchse der Basalstümpfe entstehen, so würden sie vom ersten Beginn ihrer Entwicklung an von Bedeutung sein, indem sie die Ansatzfläche der Septen am Skelet vergrößern und den Zusammenhang beider verstärken.

Auf der einen Seite erkennen wir also als den gestaltenden Faktor für die Rippenentwicklung die Leistung derselben, auf der anderen Seite fehlt ein solcher Faktor und damit jedes Verständnis für die Entstehungsursache der Rippen. Wir können als nicht zweifelhaft sein, welcher Auffassung wir uns zuwenden werden. Wir werden, wie es hier geschehen ist, die Ontogenese der Rippen als eine in der Hauptsache getreue Wiederholung ihrer Phylogenese betrachten

und sie nicht als einen ganz cänogenetisch veränderten Vorgang ansehen.

c. Die Ursachen für die Abgliederung der Rippen.

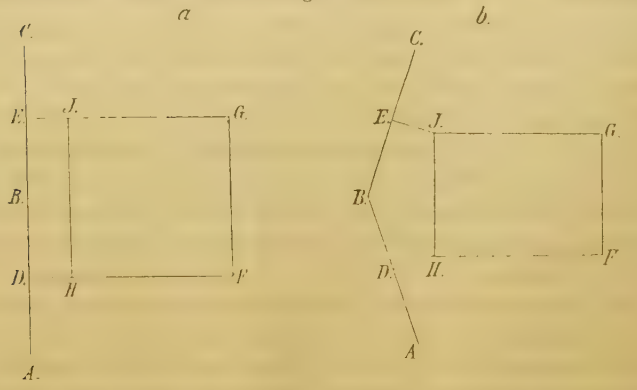
Die Umstände, welche die Abgliederung der Rippen bewirkt haben, werden jetzt noch unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen.

Gegenbaur (VII) hat darauf hingewiesen, dass die Schwankungen im Volum der Leibeshöhle die Trennung der Rippen von den Basalstümpfen veranlasst haben. Zweifelsohne kommt diese Wirkung der zeitweiligen Zu- und Abnahme des Leibesumfanges zu, die von dem wechselnden Inhalt der Baucheingeweide einerseits, der Wirkung der Bauchmuskeln andererseits, abhängt.

Diese Veränderlichkeit des Leibesumfanges wird aber so gut wie ausschließlich für die unteren Rippen (Pleuralbögen) in Betracht kommen. Die oberen Rippen sind bei den Fischen dieser Wirkung fast ganz entzogen (vgl. Fig. XVIII pag. 65). Hier wird man die Abgliederung allein auf den Einfluss der Muskeln zu setzen haben, welche die seitlichen Bewegungen des Rumpfes veranlassen. Eine kurze Überlagerung zeigt, in welcher Weise er sich geltend macht.

In der untenstehenden schematischen Figur (Fig. V *a*) stellt *A B C* zwei Wirbel vor, die bei *B* mit einander zusammenhängen.

Fig. V.



Die Linien *E G* und *D F* deuten zwei transversale Myosepten und gleichzeitig die in ihnen eingelagerten Basalstumpf-Rippenkomplexe an. *J G F H* ist das zwischen beiden befindliche Myomer. Kon-

trahirt sich nun das bezeichnete Myomer, wie Fig. V *b* zeigt, so wird dadurch auf die beiden Wirbel ein Zug ausgeübt, der sie zu einander in Winkelstellung bringt. Erfolgt die Kontraktion dabei durch die ganze Breite des Myomers gleichzeitig, so werden auch, vorübergehend wenigstens, die Basalstumpf-Rippenkomplexe Winkel bilden, deren Spitzen bei *J* und bei *H* liegen, d. h. an ihren Eintrittsstellen in die Muskulatur. Es ist verständlich, dass eine häufige Wiederholung dieser Bewegung die Abgliederung des innerhalb der Muskulatur gelegenen Theils bewirkt, und damit die »Rippe« vom »Basalstumpf« trennt. In genau der gleichen Weise wird neben den Schwankungen des Leibesumfanges die Muskulatur auch die Pleuralbögen direkt beeinflussen. Die ihnen zugehörigen Theile der Muskulatur dienen aber nicht nur der Bauchpresse, sondern auch in erheblichem Maße der Bewegung des gesammten Körpers.

Die Hauptbewegungen des Fischkörpers sind seitlich gerichtet. Die dorso-ventral gerichteten Achsen für diese Bewegungen liegen also in der Medianebene. Nur dann werden Skelettheile durch die seitlichen Bewegungen abgegliedert werden, wenn sie mehr oder weniger gerade lateral gerichtet sind, also an ihrem Anfangsstück wenigstens mit der Medianebene mehr oder weniger große Winkel bilden. Skelettheile, die annähernd der Medianebene parallel angeordnet sind oder in sie hineinfallen, werden durch seitliche Bewegungen nicht abgegliedert werden. Dorso-ventral gerichtete Bewegungen würden diese Wirkung haben. So sehen wir auch, dass die Neuralbögen sowie die caudalen Hämalbögen im Allgemeinen in fester Kontinuität mit der Wirbelsäule bleiben, da die eben erwähnten Bewegungsarten von den Fischen augenscheinlich in nur unbedeutendem Maße ausgeführt werden. Immerhin treffen wir bei den Knochenganoiden in den vordersten Schwanzwirbeln Hämalbögen, deren costaler Bestandtheil beweglich mit dem basalen Theil verbunden ist. Durch Balfour und Parker wissen wir, dass diese Trennung bei Lepidosteus erst während des embryonalen Lebens eintritt. Ob sie sich aber erklärt durch Erhaltung von Zuständen aus Zeiten her, in denen die jetzigen vorderen Schwanzwirbel noch der Rumpfregion angehörten, oder ob sie wirklich auf besonderen Bewegungen in ventraler Richtung beruht, lässt sich vor der Hand nicht entscheiden.

Wir haben oben gesehen, dass bei der Kontraktion der Myomeren die Myosepten einen Zug auf die Theile der Wirbelsäule ausüben, an denen sie Befestigung nehmen. Dieser Zug wird auf die Wirbel, zum Theil wenigstens, durch die Rippen übertragen, welche die

feste Verbindung der Septen mit den ersteren vermitteln. Wir können wohl in diesem Zuge auch die Veranlassung für das Auswachsen der Rippen an den primitiven Basalstümpfen erkennen.

III. Theil.

Die Beziehungen zwischen den Rippen und der Stammesmuskulatur.

Wir haben im Laufe unserer Untersuchungen gesehen, dass die oberen Rippen resp. die sie bei Teleostiern vielfach vertretenden seitlichen Gräten und die unteren Rippen (Pleuralbögen) gar nicht selten neben einander vorkommen. In vielen Fällen fehlt aber der eine der beiden Theile, während der andere stark entwickelt ist. Bei den innigen Beziehungen zwischen Rippen und Muskulatur, auf die schon wiederholt hingewiesen wurde, wird man von vorn herein geneigt sein, die Bedingungen für das verschiedenartige Verhalten der Rippen in der Stammesmuskulatur zu suchen.

Bereits Goette hat den damit bezeichneten Weg beschritten. Die Übereinstimmung der Hämalbögen mit den Neuralbögen ist für ihn der Ausgangspunkt. Nach seinen Ausführungen werden dann die Bedingungen für die Entstehung der Hämalbögen günstig sein, wenn die ventrale Muskulatur gleichartig angeordnet ist wie die dorsale. Dies ist nach ihm am Schwanz aller Wirbelthiere der Fall. Überall, wo sich nun dieses Verhalten auf den Rumpf fortsetzt, sollen sich auch die den Haupttheilen der Hämalbögen entsprechenden Pleuralbögen finden (vgl. pag. 18). Dagegen sollen sie dann fehlen, wenn die ventrale Muskulatur wesentliche Umgestaltungen erfährt. So bei den Amphibien, Amnioten und auch bei den Selachiern. Indem dabei die Lage des horizontalen Septums nicht wesentlich geändert wird, können die oberen Rippen ungestört zur Entwicklung kommen.

Damit ist gerade erst der Anfang zu einer Erklärung der einschlägigen Befunde gemacht, wie Goette selbst ausspricht. Wenn wir auch sehen, dass gleichzeitig mit dem Fehlen von Pleuralbögen die ventrale Muskulatur in ihrem allgemeinen Verhalten erhebliche Abweichungen von der Anordnung der dorsalen aufweist, so erklärt uns dieser Umstand allein noch nicht, warum früher ausgebildete Skelettheile geschwunden sind. Dazu gehört der Nachweis, dass sie in Zusammenhang mit Veränderungen der Muskulatur wirklich überflüssig geworden sind. Ein entsprechender Nachweis ist natürlich auch für die Fälle erforderlich, die uns Rückbildungen früher ausgebildeter oberer Rippen zeigen, ohne dass durch Ausbildung von

Gräten ein Ersatz eingetreten wäre. Derartiges ist uns an der Schwanzwirbelsäule der Selachier und von Calamoichthys begegnet. Endlich wird man sich die Frage vorzulegen haben, warum bei den Dipnoern und den meisten Ganoiden überhaupt keine Spuren von oberen Rippen zu finden sind, also voraussichtlich nie solche bestanden haben.

Wir können hoffen, dass eine weitere Untersuchung der Stammesmuskulatur mit möglichster Berücksichtigung ihrer Leistung die bisher noch dunklen Verhältnisse wenigstens bis zu einem gewissen Grade aufhellen wird, und wollen zunächst die Bedingungen für die Rückbildung der Pleuralbögen festzustellen versuchen.

a. Die Rückbildung von unteren Rippen.

Bei allen höheren Fischen finden wir bekanntlich jederseits eine Trennung der seitlichen Muskulatur in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt durch das horizontale Myoseptum. Nur bei Amphioxus und bei den Cyclostomen fehlt, wie Rabl zeigte, diese Sonderung. Kontrahirt sich die Muskulatur einer Seite in ganzer Ausdehnung oder in kleinerem Bereich, so kommt dadurch eine Krümmung des Fischkörpers zu Stande, deren Konkavität nach der Seite der Muskelkontraktion gerichtet ist. Isolirte Aktion einzelner Abschnitte der Muskulatur werden die verschiedensten Biegungen des Körpers zu erzeugen vermögen. Wir wissen durch die Untersuchungen Strasser's[1], dass durch derartige Krümmungen nach dem Princip der Schlängelung die Ortsbewegung des Fisches im Wesentlichen erfolgt. Die ganze Seitenmuskulatur steht also im Dienst der Lokomotion.

Für den ventralen Theil der Muskulatur kommt ferner noch die Wirkung auf Schulter- und Beckengürtel, dann vor Allem die Leistung als Bauchpresse hinzu: Sie beherrscht den Leibesumfang und damit den Inhalt des Darmrohres, des Urogenitalsystems, der Schwimmblase.

Wir haben oben bereits gesehen, dass die Kontraktionen der Stammesmuskulatur durch die transversalen Myosepten auf die Wirbelsäule übertragen werden. Die Kontraktion eines Myomers übt mittels der zu ihm gehörigen Transversalsepten einen Zug auf je

[1] H. Strasser, Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Biegungen des Leibes und der unpaaren Flossen. Stuttgart 1882.

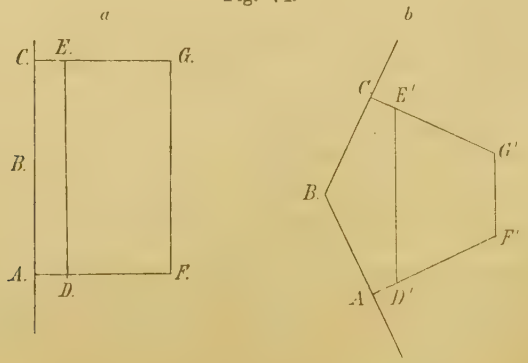
zwei Segmente des Achsenskelets aus, der beide in Winkelstellung zu einander zu bringen strebt. Im Dienst dieser Leistung der Transversalsepten stehen die Rippen. Sie finden sich in fester Verbindung mit dem Gewebe der Septen und verstärken durch ihren Zusammenhang mit der Wirbelsäule deren Befestigung an jener.

Das Verhältnis der Muskulatur zur Wirbelsäule kehrt sich natürlich dann um, wenn die ventrale Muskulatur als Bauchpresse oder im Dienst der Bewegungen des Schulter- und Beckengürtels wirkt. Die Wirbelsäule wird dann durch die antagonistische Wirkung der dorsalen Muskulatur festgestellt.

Diejenigen Theile der Rumpfmuskulatur werden nun am entschiedensten die Stellung der Wirbelsäule beeinflussen können, welche ihr am nächsten anliegen. Je entfernter ein Muskelabschnitt von der Längsachse der Wirbelsäule liegt, desto geringer ist die Wirkung des Zuges, den seine Kontraktion durch die Transversalsepten auf die Theile der Wirbelsäule ausübt.

Die untenstehenden Figuren (VI *a* und *b*) sollen dies Verhältnis illustriren. *F G* und *D E* in Fig. *a* stellen zwei Muskelabschnitte

Fig. VI.



dar, die bei *A* und *C* mit zwei Segmenten der Wirbelsäule verbunden sind. Beide Segmente stoßen bei *B* zusammen. Kontrahirt sich *F G* zu der Ausdehnung *F' G'* (Fig. *b*), so bringt es die beiden Wirbel in Winkelstellung zu einander. Die gleiche Wirkung würde nun aber offenbar die Verkürzung von *D E* zu *D' E'*, also eine bedeutend geringere Kontraktion dieses Muskeltheils, haben. Das Maximum der Wirkung eines unmittelbar an der Wirbelsäule gelegenen

Muskels auf die Stellung derselben wird also von einem entfernter gelegenen Muskel gar nicht erreicht werden.

Können wir nun feststellen, dass ein Muskelabschnitt, der ursprünglich der Wirbelsäule nahe lag, sich sekundär von ihr entfernt, so erkennen wir hierin eine Abnahme seiner Leistung für die Bewegung der Wirbelsäule und damit seiner Bedeutung überhaupt. Sollte in solchen Fällen eine Rückbildung von Rippen im Bereich des betreffenden Muskelabschnittes angetroffen werden, so würden wir ein Recht haben, den Grund hierfür in der Verringerung der Dignität dieses Theils der Muskulatur zu sehen, die nothwendig eine Minderung der Leistung der betreffenden Rippen im Gefolge hat.

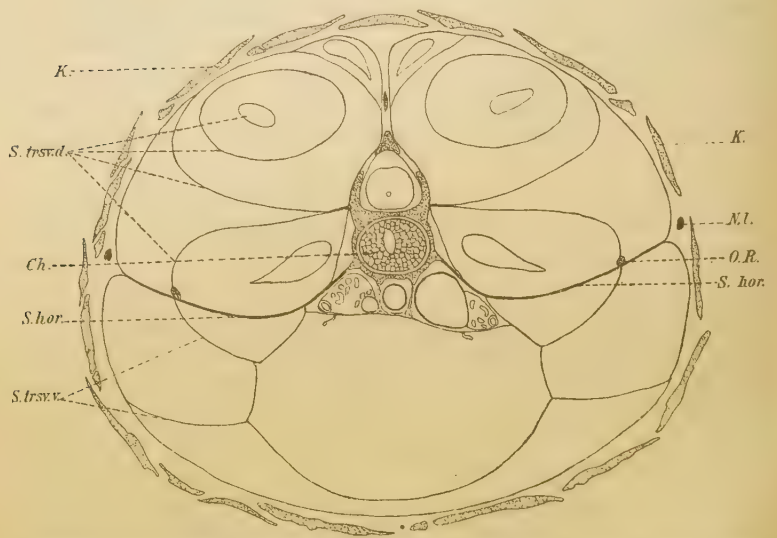
Wenn wir zunächst untersuchen wollen, ob wirklich die Ausbildung und Rückbildung von unteren Rippen parallel geht dem Entwicklungszustand der ventralen Muskulatur, so wird hierfür *Calamoichthys* ein besonders günstiges Objekt sein. Wir sahen ja, dass bei dieser Form in den hinteren Theilen des Körpers Pleuralbögen und obere Rippen neben einander vorkommen, während die ersteren vorn fehlen.

Wir prüfen zunächst den vorderen, mit Pleuralbögen ausgestatteten Theil des Rumpfes.

Beim ersten Blick auf Querschnitte durch diese Gegend (Fig. VII) fällt die mächtige Entfaltung des dorsalen Abschnittes der Muskulatur auf. Seine Trennung von dem ventralen Abschnitt ist durch das horizontale Septum (*S.hor*) und die oberen Rippen (*O.R*) ausgeprägt. Der Grad der Ausbildung der dorsalen Rumpfmuskulatur tritt deutlich zu Tage, wenn wir den Querschnitt von Protopterus (Fig. IX pag. 56) in Vergleich ziehen. Die dorsale Muskulatur von Calamoichthys nimmt den ganzen Bereich seitlich von der Wirbelsäule ein und überragt ihn sogar noch ein Stück nach der Ventralseite zu. Durch dieses Verhalten wird die ventrale Muskulatur von der Wirbelsäule abgedrängt und so gut wie ganz auf die Umfassung der Leibeshöhle beschränkt. Ferner sehen wir, dass die dorsalen Transversalsepten (*S.trsv.d*) vielfach gebogen sind. Sie bilden drei über einander gelegene Kegelsysteme. Die Bedeutung dieser Biegungen beruht natürlich auf der dadurch bewirkten erheblichen Vergrößerung der Myomeren und der hiermit erhöhten Leistungsfähigkeit derselben. An der ventralen Muskulatur finden wir dagegen nichts der Art. Die Myomeren verlaufen ungebogen.

Das ganze Verhalten zeigt ein erhebliches Überwiegen der dorsalen über die ventrale Muskulatur. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Krümmung der Wirbelsäule in erster Linie durch den dorsalen Theil besorgt wird.

Fig. VII.



Calamoichthys Calabaricus. Querschnitt durch die vordere Rumpfhälfte. 16/1. *K* Knochenplatten des Hautpanzers. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

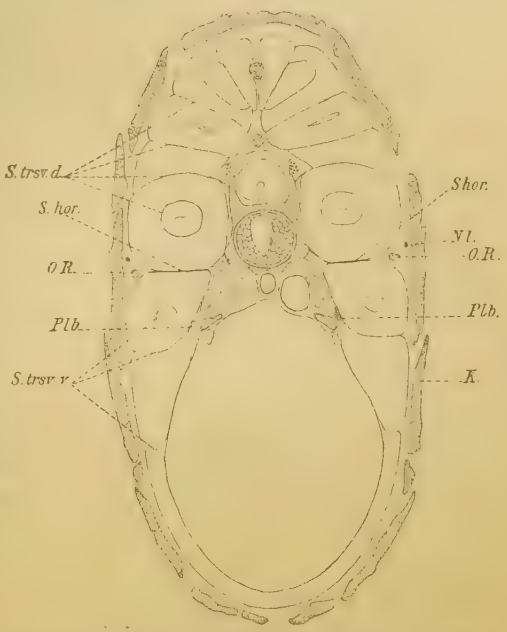
Anders zeigen sich die Verhältnisse in den hinteren Theilen des Rumpfes, die außer mit oberen Rippen auch mit Pleuralbögen ausgestattet sind (Fig. VIII). Auf den Unterschied, den die Querschnittsform zeigt, ist schon oben hingewiesen worden.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der Pleuralbögen (*Plb*) hebt sich das Niveau des horizontalen Septums (*S.hor*)[1], d. h. die ventrale Muskulatur rückt an die Wirbelsäule heran. Diese Hebung nimmt caudalwärts zu. Am Anfang des Schwanzes liegt das Horizontalseptum bereits in der Höhe des queren Chordadurchmessers (Fig. XXI pag. 70). Dass hiermit eine Erhöhung der Leistungsfähigkeit der

[1] An den Stellen, an welchen die Basalstümpfe die Muskulatur erreichen, entfernt sich letztere etwas von der Wirbelsäule, während sie vor und hinter diesen Stellen sich wieder unmittelbar an die Wirbelsäule anschließt.

ventralen Muskulatur verknüpft ist, geht aus dem oben Bemerkten hervor. Dazu kommt eine Verstärkung ihrer oberen Theile durch eine Einbiegung der Myomeren. Die Transversalsepten (*S.trsv.v*) stellen hier, wie aus Fig. VIII hervorgeht, in einander geschachtelte Kegelmäntel vor. Dabei sehen wir den oberen Theil der ventralen Muskulatur jetzt dem Bereich der Leibeshöhle entrückt, dorsal von ihr gelagert.

Fig. VIII.



Calamoichthys Calabaricus. Querschnitt durch die hintere Rumpfhälfte. 16/1. Bezeichnungen s. pag. 73.

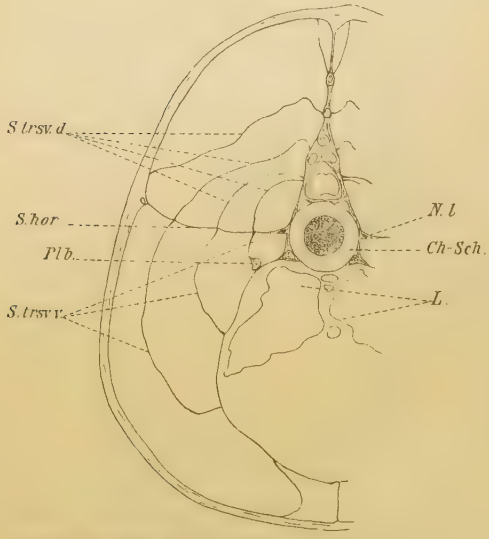
Wir finden also bei Calamoichthys das Bestehen von unteren Rippen gleichzeitig mit einer höheren, ihr Fehlen mit einer geringeren Bedeutung der ventralen Muskulatur.

Dass das Fehlen der unteren Rippen bei Calamoichthys auf einem Verlust solcher beruht, haben wir oben gesehen. Auch das Verhalten der Muskulatur wird in den Theilen des Körpers, in welchen die Pleuralbögen verloren gegangen sind, als weniger primitiv gelten müssen, als dasjenige in den Pleuralbögen besitzenden Theilen. Die ventrale Muskulatur hat also hier eine Rückbildung erfahren. Dies erklärt uns, dass in ihrem Bereich die unteren Rippen geschwunden sind. Es wird begreiflich, dass die oberen Rippen als Stütze für die ventrale Muskulatur ausreichen. Wir sahen ja im ersten Theil der Arbeit, dass diese auch letzterer dienen (pag. 8).

Es wird jetzt festzustellen sein, ob die bei Calamoichthys gemachten Beobachtungen allgemeinere Bedeutung besitzen. Zunächst wollen wir untersuchen, wie sich bei den Formen mit wohlentwickelten unteren Rippen die Muskulatur verhält.

Von den Dipnoern wurde *Protopterus annectens* auf Querschnitten untersucht (Fig. IX). Hier wird die Seitenmuskulatur genau in der Höhe des Chordaquerdurchmessers vom horizontalen Septum (*S.hor*) durchschnitten. Die ventrale Muskulatur liegt der ventralen Hälfte der Wirbelsäule unmittelbar an. Das Gleiche ist übrigens noch am Schwanz der Fall. Offenbar hat durch diese Lagerung die ventrale Muskulatur eine ganz besonders große Bedeutung für die Bewegungen der Wirbelsäule. Rein seitliche Biegungen derselben können gar nicht ohne ihre Betheiligung ausgeführt werden.

Fig. IX.



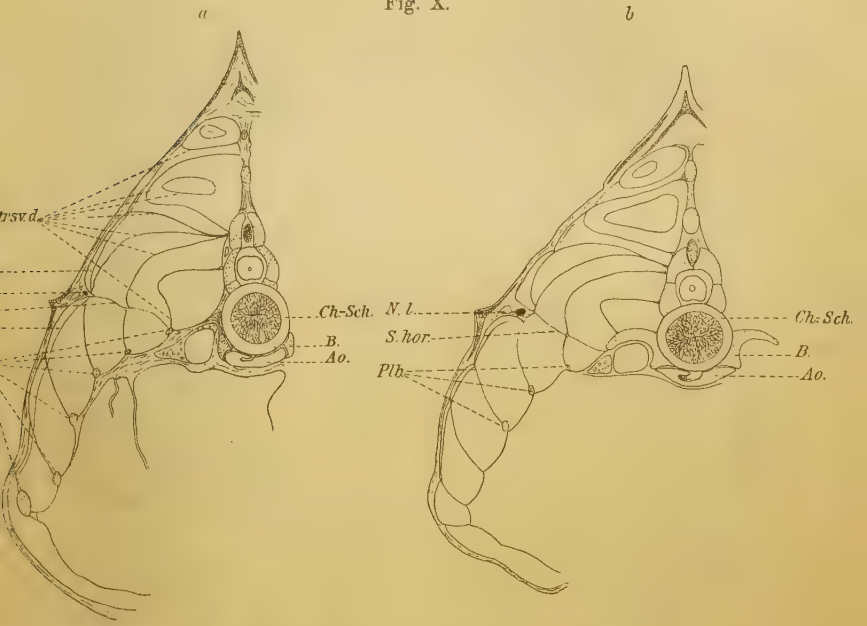
Protopterus annectens. Querschnitt durch die Rumpfmitte. 4/1. *L* Lungen. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

Etwas abweichende Verhältnisse zeigt *Acipenser ruthenus.* Bekanntlich trägt nur der vordere Theil der Wirbelsäule ausgebildete Pleuralbögen, weiter hinten finden sich nur Rudimente von solchen.

Querschnitte durch den vorderen Theil des Rumpfes zeigen, das in Fig. X *a* u. *b* dargestellte Verhalten. Das Horizontalseptum (*S.hor*) ist hier sehr zart. Es beginnt lateral in der Höhe des dorsalen Theils der Chorda an der Seitenlinie. Letztere prägt sich an der Muskulatur durch eine scharf einspringende Einkerbung aus, die den Ramus lateralis nervi vagi (*N.l*) enthält. Von hier zieht das Horizontalseptum medialwärts und senkt sich dabei leicht nach der Ventralseite zu. Es kreuzt natürlich die Transversalsepten (*S.trsv*) und endet in einiger Entfernung von der Wirbelsäule an der medialen

Fläche der Muskulatur. Es befestigt sich hier nicht wie bei Protopterus an der Chorda selbst, erreicht nicht einmal Theile der Basalstümpfe (*B*), sondern nur den Anfangstheil der Pleuralbögen (*Plb*), allerdings unmittelbar jenseits der Enden der hakenartig gebogenen Basalstümpfe. Auf Querschnitten, die gerade die Basalstumpfenden treffen, liegt der mediale Rand des Septums etwas unter dem Niveau des transversalen Chordadurchmessers (Fig. X *b*); auf Querschnitten, die vor und hinter diese Stelle fallen, kommt er gerade in die Höhe desselben zu liegen (Fig. X *a*).

Fig. X.



Acipenser ruthenus. 12 cm. Querschnitte durch den vorderen Theil des Rumpfes. 6/1. *M. l* Muskel der Seitenlinie. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

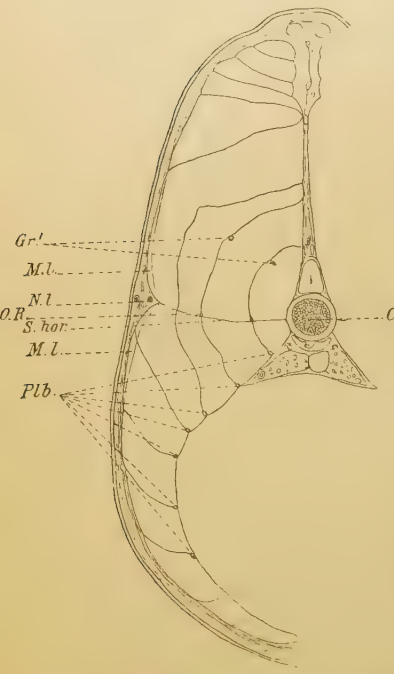
Die ventrale Seitenrumpfmuskulatur tritt also hier nicht unmittelbar an die Wirbelsäule heran. Sie bleibt ein Stück von ihr entfernt. Stellen wir uns nun vor, dass die dorsale Muskulatur der einen Seite sich allein kontrahirt, so würde die Folge sein, dass sich die Wirbelsäule und damit der ganze Körper seitlich, aber gleichzeitig etwas dorsalwärts, krümmt. Zu rein seitlichen Biegungen muss sich nothwendig dorsale und ventrale Muskulatur einer Seite vereinigen. Der

ventralen Muskulatur kommt also eine wesentliche Rolle auch für die lokomotorischen Bewegungen des Rumpfes zu.

Das Gleiche gilt für die drei zur Untersuchung gelangten Teleostier-Arten, die gut entwickelte Pleuralbögen besitzen.

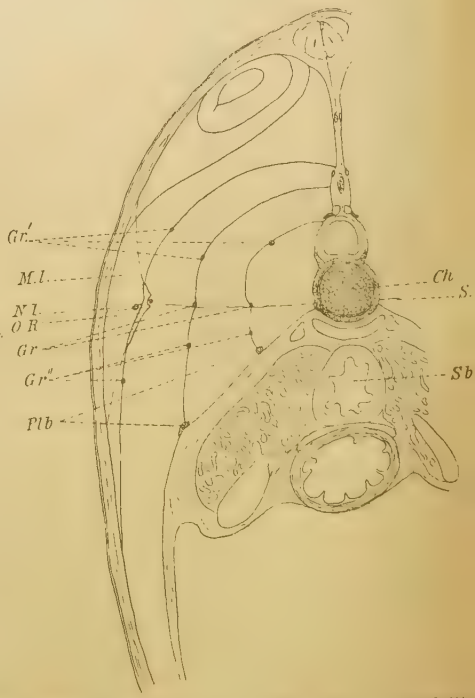
Figur XI zeigt den Querschnitt durch eine 5 cm lange *Forelle*. Das horizontale Septum (*S.hor*) liegt ziemlich genau in der Höhe des Querdurchmessers der Chorda dorsalis (*Ch*). Es endet unmittelbar an der Wirbelsäule. Im Bereich der Basalstümpfe trifft es auf

Fig. XI.



Salmo fario. 5 cm. Querschnitt durch die Rumpfmitte. 12/1. *Gr'* schiefe Rückengräten. *M.l* Muskel der Seitenlinie. *O.R* obere Rippe (Cartilago intermuscularis Bruch's). Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

Fig. XII.



Clupeide (Engraulis?). Querschnitt durch die Rumpfmitte. *Gr* Seitengräte. *Gr'* schiefe Rückengräte. *Gr''* schiefe Bauch der Seitenlinie. *Sb* Schwimmblase. Sonstige Bezeichnungen s.

die Seitenfläche ihrer obersten Theile. Die ventrale Seitenrumpfmuskulatur kommt ausgiebig in Kontakt mit der Wirbelsäule.

Das Gleiche gilt, wie Fig. XII zeigt, für die *Clupeiden* (Engraulis?), wenn hier auch das Horizontalseptum eine Spur tiefer liegt als bei Salmo.

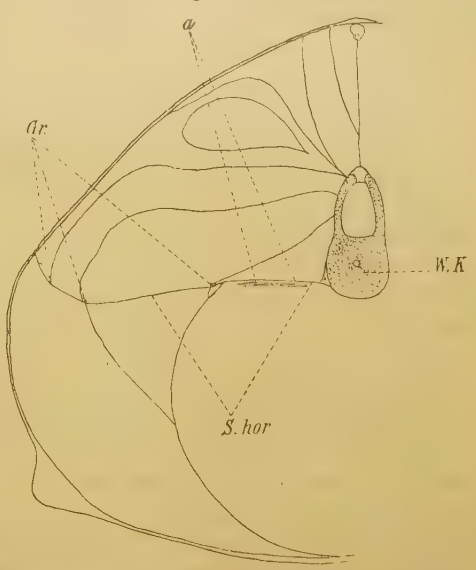
Bei *Esox lucius* liegt das Horizontalseptum wieder ziemlich genau im Niveau des Transversaldurchmessers der Chorda. In den vorderen Theilen des Rumpfes bleibt aber die ventrale Muskulatur um eine geringe Strecke von der Wirbelsäule entfernt.

Bei allen bisher behandelten Formen findet sich also der Besitz von Pleuralbögen gleichzeitig mit einer erheblichen Bedeutung der ventralen Muskulatur. Außer ihrer Wirkung auf die Baucheingeweide, auf Becken und Schultergürtel nimmt sie auch bedeutenden Antheil an den vornehmlich zur Ortsbewegung dienenden Biegungen der Wirbelsäule.

Wir wollen jetzt weiter die Arten untersuchen, deren Pleuralbögen rückgebildet sind.

Zunächst beschäftigen wir uns mit einem Cottiden: *Platycephalus* spec.?. Der Fisch ist in dorso-ventraler Richtung ziemlich stark abgeplattet. Öffnet man ihn von der Bauchseite und untersucht die hintere Bauchwand, so findet man in dem vorderen und dem hinteren Theil des Rumpfes ein verschiedenes Verhalten der Muskulatur. Vorn bemerkt man zunächst, dass die Hauptmasse der ventralen Muskulatur ein erhebliches Stück von den Wirbelkörpern entfernt ist. Querschnitte sind geeignet, diese Verhältnisse deutlich zu demonstriren (Fig. XIII). Der mediale Theil der bei den Cottiden besonders stark entwickelten Seitengräten (*Gr*) ist damit von der Ventralseite her leicht zugänglich.

Fig. XIII.



Platycephalus spec.? Querschnitt durch die vordere Rumpfhälfte eines älteren Exemplars. 3/1. *a* mediale Theile der ventralen Rumpfmuskulatur. *Gr* Seitengräte. *W.K* Wirbelkörper. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

Ventral liegt ihnen seitlich von der Wirbelsäule nur eine ganz dünne Schicht von Muskulatur (*a*) auf, die zwar der ventralen Seitenrumpfmuskulatur angehört, aber eine besondere Bedeutung gewonnen hat. Von der Ventralseite der Basalstumpfbasen entspringen nämlich langsehnig schwache platte Muskeln, die schräg lateral- und kopfwärts ziehen und an dem ganz vorn gelagerten Beckengürtel Befestigung nehmen. In ihrer ganzen Länge liegen sie der Ventralfläche der Seitengräten an und finden sich in ihren lateralen Theilen zwischen letzteren und der Hauptmasse der ventralen Muskulatur. Für die Bewegungen der Wirbelsäule werden sie kaum in Betracht kommen.

Die ganze Lateralfläche der Wirbelsäule wird eingenommen von der dorsalen Muskulatur. Das Horizontalseptum liegt etwa in der Höhe der Ventralseite der Wirbelkörper (*W.K*).

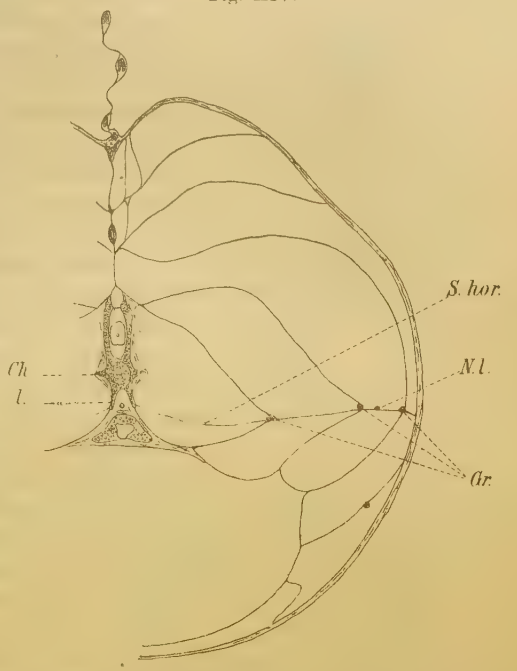
Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die laterale Lage der ventralen Rumpfmuskulatur keinen ursprünglichen Zustand vorstellt. Als ein solcher ist für die Teleostier viel eher das Verhalten der Muskulatur bei Clupea, Salmo und Esox anzusehen, denn hier haben wir auch ein primitiveres Verhalten des Stützapparates. Andererseits erkennen wir nach den obigen Ausführungen, dass die Abdrängung der ventralen Muskulatur von der Wirbelsäule die Bedeutung derselben einschränkt. Die Leistung für die Bewegungen des Schulter- und Beckengürtels, sowie als Bauchpresse bleiben zwar unvermindert, die Wirksamkeit auf die Wirbelsäule nimmt aber ab. Hiermit steht augenscheinlich das Fehlen der Pleuralbögen in Zusammenhang. Es ist klar, dass die mächtige Entfaltung der dorsalen Muskulatur die Minderung der ventralen kompensirt. Darauf beruht wiederum die starke Entfaltung der Seitengräten.

Gehen wir jetzt bei der Untersuchung der hinteren Bauchwand von Platycephalus weiter caudalwärts, so erkennen wir, dass die ventrale Muskulatur allmählich sich der Wirbelsäule nähert. Sie erreicht sie am 7. Rumpfwirbel und bleibt ihr von hier an dicht angeschlossen. Das nähere Verhalten der Muskulatur zeigt der in Fig. XIV wiedergegebenen Querschnitt durch die hintere Rumpfhälfte. Die ganze laterale Fläche der Wirbelsäule wird eingenommen von der dorsalen Muskulatur, die ihr in breiter Masse anliegt. Das Horizontalseptum (*S.hor*) geht beiderseits im Bereich jedes Wirbelkörpers von einem leistenartigen Vorsprung (*l*) der Unterfläche desselben aus, der mit dem anderseitigen eine Rinne begrenzt, in welcher die Aorta liegt. Lateralwärts fällt das Septum um ein Geringes nach der Ventralseite zu ab. In der nächsten Nähe der interverte-

bralen Abschnitte der Wirbelsäule vergrößert sich natürlich der Wirbelquerschnitt. Der mediale Rand beider Horizontalsepten liegt aber auch hier noch ein kleines Stück ventral von der Unterfläche der Wirbel.

Wenn also hier Abweichungen von dem Verhalten der Muskulatur in der vorderen Körperhälfte bestehen, so gilt doch trotzdem die gleiche Beurtheilung. Der Zustand der Muskulatur kann nicht als ein ursprünglicher angesehen werden, da auch ihr Stützapparat durch den Verlust der Pleuralbögen Abweichungen von der Norm zeigt. Als solche gilt uns ein Verhalten, das wir bei den mit Pleuralbögen ausgestatteten Fischen (z. B. bei Clupea) fanden. Von diesem leitet sich der Befund im hinteren Theil von Platycephalus ab durch eine Senkung des horizontalen Septums, d. h. durch eine Zunahme der dorsalen Muskulatur, eine Abnahme der ventralen. In Letzterem erkennen wir den Grund für die Rückbildung der unteren Rippen.

Fig. XIV.



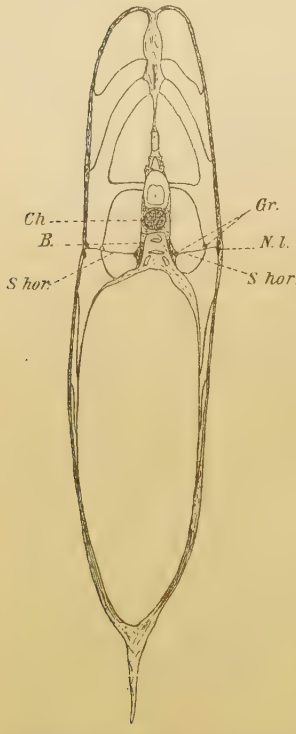
Platycephalus spec.? Querschnitt durch die hintere Rumpfhälfte eines jüngeren Exemplars. 5/1. *Gr* Seitengräte. *l* leistenartiger Vorsprung der Wirbelkörper. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

Einen ganz anderen Typus von Fischen stellt die zweite Form vor, die durch den Mangel von Pleuralbögen unser Interesse erregt: *Monacanthus fronticinctus* (Fig. XV). War Platycephalus in dorsoventraler Richtung komprimirt, so ist Monacanthus in querer Richtung zusammengedrückt, aber dafür entsprechend höher gebaut.

Auch Monacanthus zeichnet sich durch starke Seitengräten aus. Es wurde ein junges 16 mm langes Exemplar eingehend untersucht.

Betrachten wir einen Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes, so sehen wir sofort, dass das Horizontalseptum (*S.hor*) viel tiefer steht als bei Clupea und Salmo. Es liegt ein ganzes Stück ventral von der Wirbelsäule. Wie oben bereits bemerkt, trifft es medial auf die Enden der langen Basalstümpfe (*B*), die ventral gerichtet von den Wirbelkörpern ausgehen. Von der Berührung mit den Wirbelkörpern ist damit die ventrale Muskulatur völlig ausgeschlossen.

Fig. XV.



Monacanthus fronticinctus. Junges Exemplar. Querschnitt durch die Rumpfmitte. 7,5/1. *Gr* Seitengräte. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

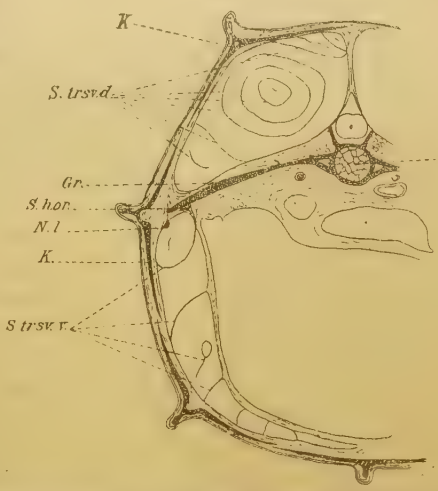
Dieses Verhalten ändert sich etwas in den vordersten Segmenten des Rumpfes. Hier divergiren die Basalstümpfe ventralwärts immer mehr und mehr. Die Folge davon ist, dass ihre Enden vorn etwas weiter dorsal liegen als in den hinteren Abschnitten des Rumpfes. Damit rückt aber auch das Niveau des horizontalen Septums etwas höher. Das Verhalten der Muskulatur wird jedoch dadurch nicht wesentlich geändert. Im dritten Rumpfsegment verlaufen die Basalstümpfe fast horizontal nach außen. Das Horizontalseptum ist von hier an nicht mehr erkennbar. Die Lage der Seitengräte zeigt aber die Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur an. Das mediale Ende der Gräten liegt bei der Länge der Basalstümpfe ein beträchtliches Stück von der Wirbelsäule entfernt. Auch hier ist also die ventrale Muskulatur durch die dorsale völlig von der Seite der Wirbelkörper abgedrängt. Noch weiter vorn schieben sich zwischen Wirbelkörper und Muskulatur jederseits die Nieren ein. Damit wird die Ursprungsstelle der ersten Seitengräte am zweiten Rumpfwirbel dorsal verlagert, so dass sie sich an der Außenfläche der Neuralbögen vorfindet. Der Bereich der ventralen Muskulatur

greift also weit dorsalwärts vor. Wir werden ihr hier eine höhere Bedeutung für die Bewegungen der Wirbelsäule zusprechen müssen, als in den übrigen Theilen des Körpers. Dieser Zustand beschränkt sich aber auf einen ganz kleinen Bezirk, der gerade durch seine Lage unmittelbar am Kopfe die geringsten Biegungen ausführen kann.

Verfolgen wir andererseits das Verhalten der Muskulatur von der Rumpfmitte caudalwärts, so finden wir noch am Ende des Rumpfes den in Fig. XV wiedergegebenen Tiefstand des Horizontalseptums. Im Schwanz beginnt sich das Niveau desselben allmählich zu heben. In den hinteren Theilen des Schwanzes erreicht es die Höhe des queren Chordadurchmessers, die es bis zum Schwanzende beibehält.

Wir konstatiren also im weitaus größten Theil des Körpers von Monacanthus eine besonders tiefe Lage des horizontalen Septums. Wie schon wiederholt ausgeführt, bedeutet ein derartiger Zustand eine Beschränkung der Leistung der ventralen Muskulatur, für welche die dorsale Rumpfmuskulatur kompensatorisch eintritt. Auch bei Monacanthus sind wir berechtigt, das Fehlen der Pleuralbögen auf diese Reduktion der ventralen Muskulatur zurückzuführen.

Fig. XVI.



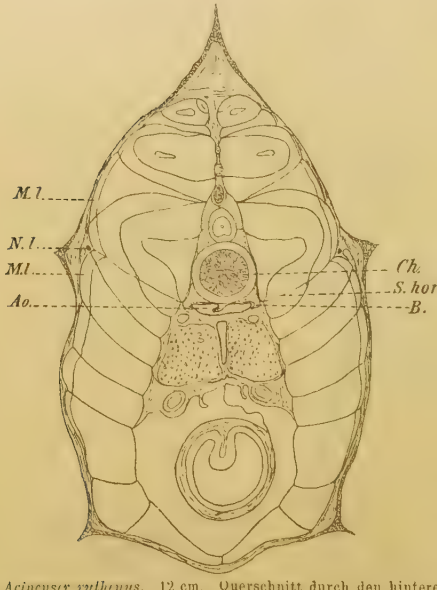
Sygnathus spec.? 6 cm. Querschnitt durch die Rumpfmitte. 43/1. *Gr* Seitengräte. *K* Knochenplatten des Hautpanzers. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

Ein anderes Verhalten der Muskulatur als Monacanthus und Platycephalus weist *Sygnathus* auf, die dritte durch das Fehlen der Pleuralbögen ausgezeichnete Art, die zur Untersuchung kam. Dass die Seitengräten hier besonders stark entwickelt und synostotisch mit den Wirbelkörpern verwachsen sind, ist bekannt.

Im Rumpf ist die ventrale Muskulatur, wie Fig. XVI zeigt, außerordentlich weit von der Wirbelsäule abgerückt. Ihre transversalen Septen (*S.trsv.v*) befestigen sich am äußersten Ende der langen Seitengräten (*Gr*). Das horizontale Septum (*S.hor*) ist sehr schmal. In der Nachbarschaft der Gräten liegt die gesammte ventrale Muskulatur noch ein Stück unterhalb des Niveaus der Wirbelsäule (Fig. XVI). Vor und hinter den Gräten liegt das horizontale Septum etwas höher, überschreitet aber nicht das Niveau der Unterfläche der Wirbel. Am Schwanz hebt es sich bis zur Höhe des queren Durchmessers der Wirbelkörper.

Es ist ersichtlich, dass am Rumpf die Bedeutung der ventralen Muskulatur für die Biegungen der Wirbelsäule durch ihre Entfernung von letzterer sehr beschränkt ist. Wiederum steht also das Fehlen der Pleuralbögen in Zusammenhang mit einer Minderung der Bedeutung der ventralen Muskulatur, verglichen mit derjenigen bei Formen mit Pleuralbögen.

Fig. XVII.



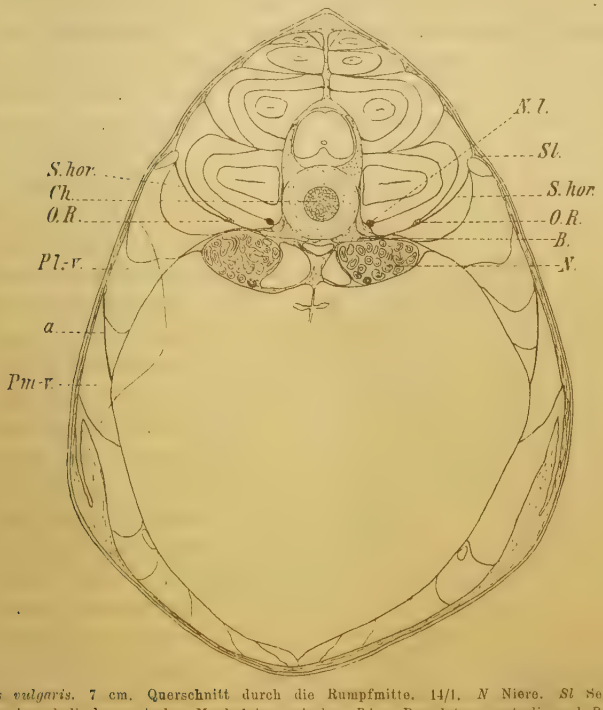
Acipenser ruthenus. 12 cm. Querschnitt durch den hinteren Theil des Rumpfes. 5,7/1. *M.l* Muskel der Seitenlinie.

Weniger deutlich ist der Zusammenhang beider Erscheinungen im hinteren Theil des Rumpfes von *Acipenser ruthenus*, in welchem, wie bekannt, die Pleuralbögen auf kurze Stummel reducirt sind. Vergleicht man einen Querschnitt durch diese Region (Fig. XVII) mit den Querschnitten durch den Vorderrumpf (Fig. X *a* und *b*), so findet man allerdings eine erhebliche Differenz im Verhalten der Muskulatur. Die Innenfläche der Seitenrumpfmuskulatur in der Nähe des Horizontalseptums ist hinten viel mehr der Medianebene genähert als vorn. Gleichzeitig liegt aber der mediale Rand des horizontalen Septums etwas tiefer als vorn. Er befestigt sich an der Außen-

fläche der Enden der Basalstümpfe (*B*), die hinten nicht mehr den langen quer gerichteten Vorsprung aufweisen, wie es vorn der Fall ist, sondern von der Unterseite der Chorda schräg ventral und etwas lateral gerichtet ausgehen.

Durch dieses Verhalten reicht hinten die dorsale Muskulatur etwas weiter ventral als vorn. In der Höhe der Wirbelsäule liegt hinten ein kleinerer Abschnitt der ventralen Muskulatur als es vorn der Fall ist. Die Differenz scheint mir aber doch nicht genügend groß zu sein, um das Fehlen jeder Rippenbildung im hinteren Rumpfabschnitt gegenüber der starken Entwicklung der Pleuralbögen im Vorderrumpf verständlich zu machen.

Fig. XVIII.



Mustelus vulgaris. 7 cm. Querschnitt durch die Rumpfmitte. 14/1. *N* Niere. *Sl* Seitenlinie. *a* Septum innerhalb der ventralen Muskulatur zwischen *Pl-v*: Pars latero-ventralis und *Pm-v* Pars medio-ventralis. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

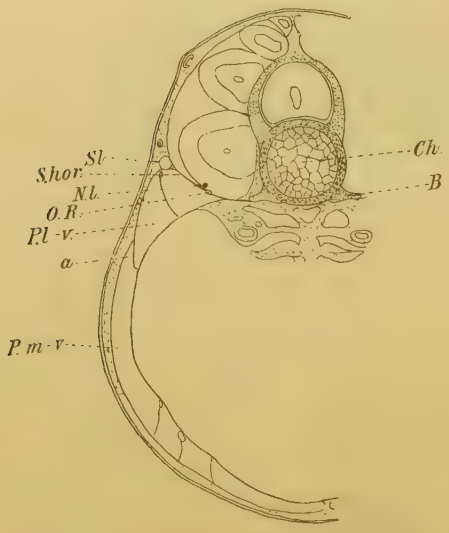
Wir wenden uns nunmehr zu den *Selachiern*.

Ein Querschnitt durch die Rumpfmitte eines 70 mm langen

Mustelus vulgaris weist, wie Fig. XVIII zeigt, eine außerordentlich starke Entwicklung der dorsalen Seitenmuskulatur auf. Die transversalen Myosepten sind in komplicirter Weise gebogen, so dass wir vier über einander angeordnete Faltensysteme unterscheiden. Die dorsale Muskulatur nimmt die ganze Seitenfläche der Wirbelkörper ein und drängt die ventrale Muskulatur ganz von der Wirbelsäule ab. Das Horizontalseptum (*S.hor*) beginnt medial im Niveau der Unterfläche der Wirbelsäule von den Basalstümpfen (*B*) und zieht schwach dorsalwärts gebogen bis zur Seitenlinie, die etwa in der Höhe des Bodens des Rückgratkanals liegt (*Sl*).

Gegenüber der mächtigen dorsalen Muskulatur erscheint die einfacher gebaute ventrale Muskulatur verhältnismäßig schwach entwickelt. Es fehlen ihr die eng in einander gefügten Trichtersysteme der dorsalen Myomeren. Nur eine einfache Biegung ihrer Myomeren findet sich, wie bereits oben (pag. 15) erwähnt, an der Grenze (*a*) der beiden Unterabtheilungen (*P.l-v* und *P.m-v*), in welche sie zerlegt ist (Goette, Humphry). Ferner sind, wie bekannt, der medialste Theil des Horizontalseptums und die ihm eingelagerten Anfangstheile der Rippen an ihrer ventralen Seite gar nicht von Muskulatur bedeckt. In den vorderen Theilen des Rumpfes reicht also die ventrale Muskulatur weniger weit medialwärts als die dorsale. Weiter caudalwärts ändert sich dies. Das Horizontalseptum ist dann in ganzer Ausdehnung auf beiden Seiten von Muskulatur eingeschlossen.

Fig. XIX.



Scyllium canicula. 3,4 cm. Querschnitt durch die Rumpfmitte. 26/1. Bezeichnungen wie in Fig. XVIII.

Sehr ähnliche Verhältnisse wie Mustelus zeigte *Pristiurus melanostomus*.

Bei *Scyllium canicula* (von 34 mm) bestand, wie Fig. XIX zeigt,

die Abweichung, dass der laterale Rand des horizontalen Septums und damit die Seitenlinie (*Sl*) etwas tiefer liegt, als bei den zuerst erwähnten Formen. Beide lagen hier in der Höhe des queren Chordadurchmessers.

Wir vergleichen jetzt die Querschnitte der Selachier mit den Querschnitten der Forelle (Fig. XI). Der Unterschied des Selachierquerschnittes von dem des genannten Teleostiers beruht auf der außerordentlichen Entfaltung der dorsalen Muskulatur und der Zurückdrängung der ventralen Muskulatur bei dem ersteren. Es erscheint demnach unzweifelhaft, dass die ventrale Muskulatur der Selachier von verhältnismäßig geringerer Bedeutung ist, als die von Salmo. Ein Theil der Leistung für die Biegung der Wirbelsäule, die ihr dort zukommt, ist ihr bei den Selachiern durch die dorsale Muskulatur abgenommen.

Könnten wir nachweisen, dass der jetzige Zustand der Selachiermuskulatur kein primitiver ist, sondern sich von einem Verhalten ableitet, in welchem der ventralen Muskulatur eine größere Bedeutung zukam, als es jetzt der Fall ist, so würde es verständlich sein, warum die unteren Rippen geschwunden sind, was wir ja als wahrscheinlich annehmen (vgl. pag. 11 und 12), und nur die oberen sich erhalten haben.

Wir untersuchen Querschnitte durch einen jungen, 23 mm langen Embryo von *Mustelus vulgaris* (Fig. 7 Taf. XIV). Zunächst beobachten wir, dass die Gestaltung des Querschnittes abweicht von dem des älteren Thieres. Er ist schmaler, verhältnismäßig höher als dort und besitzt mehr die Form, die er bei Salmo zeigt. Die Seitenmuskulatur ist noch nicht in einen dorsalen und ventralen Theil zerlegt. Dennoch kann man bereits die Lage des späteren Horizontalseptums und damit den Bereich der dorsalen und ventralen Muskulatur bestimmen. In der Höhe des queren Chordadurchmessers findet sich nämlich eine von außen her in die Muskulatur eindringende Furche. Sie ist gegen die ventrale zellige Leiste gerichtet, welche, die Basalstumpfanlagen enthaltend, der Chorda ansitzt (*L*). Die Furche entspricht der Seitenlinie. Sie enthält in ihrem Grunde ein longitudinal verlaufendes Blutgefäß. Nach außen von ihm liegt der Ramus lateralis nervi vagi (*N.l*), der später unmittelbar an der Wirbelsäule lagert. Denkt man sich an dem beschriebenen Querschnitt die ventrale Begrenzung der erwähnten Furche medialwärts weitergeführt, so würde die Muskulatur von einer schräg ventralwärts absteigenden Scheidewand durchsetzt, die einen dorsalen und

einen ventralen Abschnitt von einander trennt. Die Scheidewand würde ihrer Lage nach, wie der Vergleich mit älteren Stadien zeigt, dem Horizontalseptum entsprechen.

Vergleichen wir jetzt Fig. 7 Taf. XIV mit dem Querschnittsbild eines älteren Mustelus (Fig. XVIII), so fällt uns vor Allem auf, dass in dem jüngeren Stadium die dorsale Muskulatur noch nicht in der Weise das Übergewicht über den ventralen Theil besitzt, wie später. Einmal fehlen ihr noch die komplicirten Biegungen ihrer Myomeren, dann reicht sie noch nicht so unmittelbar an die Wirbelsäule heran; endlich erstreckt sie sich noch nicht so weit ventralwärts herab wie bei den älteren Thieren. Dem Niveau der ventralen Theile der Wirbelsäule entspricht ausschließlich ein Abschnitt der ventralen Muskulatur, während später auch dorsale Muskulatur in diesem Bereich liegt. Daraus geht hervor, dass die Bedeutung der dorsalen Muskulatur beim älteren Thier relativ größer ist als beim jungen Embryo.

Der laterale Rand des Horizontalseptums liegt anfänglich etwas tiefer als später. Er findet sich beim 23 mm langen Embryo in der Höhe des Querdurchmessers der Chorda, später über diesem Niveau.

Vergleichen wir jetzt das Verhalten der ventralen Muskulatur in den beiden Stadien mit einander, so finden wir einmal, dass die Entwicklung derselben mit der dorsalen Muskulatur nicht gleichen Schritt hält. Dann vor Allem erkennen wir, dass die ventrale Muskulatur später durch die dorsale von der Wirbelsäule abgedrängt wird. Dieses Verhalten wird am klarsten, wenn wir den Durchmesser des Wirbelsäulenquerschnittes als Maßstab nehmen. In halber Chordahöhe finden wir in dem jungen Stadium bereits im Abstand des halben Querdurchmessers von der Elastica die ventrale Muskulatur, im älteren dagegen erst in einer Entfernung, welche die Länge des Querdurchmessers übersteigt. Aus diesen Thatsachen, in Zusammenhang mit den oben gemachten Bemerkungen über die Bedeutung derartiger Veränderungen, ergiebt sich, dass die ventrale Muskulatur der Selachier während des embryonalen Lebens an funktionellem Werth einbüßt, indem ein Theil ihrer Leistung für die Bewegung der Wirbelsäule von der dorsalen Muskulatur übernommen wird. Dass ein ähnlicher Vorgang für die phylogenetische Entwicklung anzunehmen ist, erscheint mehr als wahrscheinlich.

Gesetzt, dass die Vorfahren der Selachier früher obere und untere Rippen gleichzeitig besessen haben, so ist es nach dem eben Mitgetheilten verständlich, dass bei der jetzigen Gestaltung der Mus-

kulatur ein Paar von Rippen in jedem Segment genügte. Es ist auch begreiflich, dass das ventrale Paar schwand, das dorsale dagegen bei seinen Beziehungen zu beiden Theilen der Muskulatur (s. o.) erhalten blieb[1].

Wir können nunmehr die Untersuchung der Frage, warum in einer Reihe von Fällen die unteren Rippen (Pleuralbögen) geschwunden sind, abschließen. Ihre Rückbildung erklärt sich allgemein aus einer Abnahme der Bedeutung der ventralen Muskulatur, in deren Dienst sie stehen. Nur bei Acipenser lagen diese Verhältnisse nicht klar. Überall sonst, bei Calamoichthys, Platycephalus, Monacanthus, Sygnathus, bei den Squaliden, also bei Vertretern verschiedenster Ordnungen und Familien macht es die Minderung der Leistung der ventralen Muskulatur verständlich, dass zu ihrer Befestigung die oberen Rippen resp. die Seitengräten ausreichen. Dass aber diese erhalten bleiben, erklärt sich aus ihrer doppelten Bedeutung für den dorsalen wie für den ventralen Theil der Seitenmuskulatur. Warum jedoch die bezeichneten Umbildungen des Muskelsystems eintreten, ist eine Frage, die ihrer Lösung noch harrt.

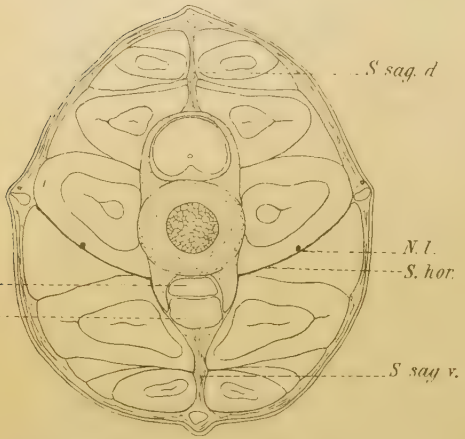
b. Das Fehlen von oberen Rippen.

Wir legen uns jetzt die Frage vor, warum bei den *Dipnoern* und den meisten *Ganoiden* die oberen Rippen gänzlich fehlen. Wir sahen, dass nichts dafür spricht, dass bei ihren Vorfahren obere Rippen bestanden haben. Es ist aber nicht möglich, aus dem Verhalten der Muskulatur einen Grund für das Fehlen der oberen Rippen zu erkennen. Wir sahen nun, dass voraussichtlich die unteren Rippen (Pleuralbögen) phylogenetisch vor den oberen entstanden. Es bleibt in Zusammenhang damit nichts übrig, als anzunehmen, dass es sich hier um einen der häufigen Fälle handelt, in denen

[1] Dass die Selachier, wie wir eben sahen, im allgemeinen Verhalten ihrer Stammesmuskulatur keineswegs primitive Verhältnisse aufweisen, wird nicht Wunder nehmen, wenn man berücksichtigt, dass derartig gewandte Schwimmer, wie die Selachier, nothwendig ein hochentwickeltes lokomotorisches Muskelsystem besitzen müssen. Dass aber diejenigen Theile der Stammesmuskulatur, welche weniger der Ortsbewegung dienen, sondern vor Allem als Bauchpresse wirken, primitive Verhältnisse bewahrt haben, hat F. Maurer in seiner oben bereits citirten Arbeit über die ventrale Rumpfmuskulatur nachgewiesen.

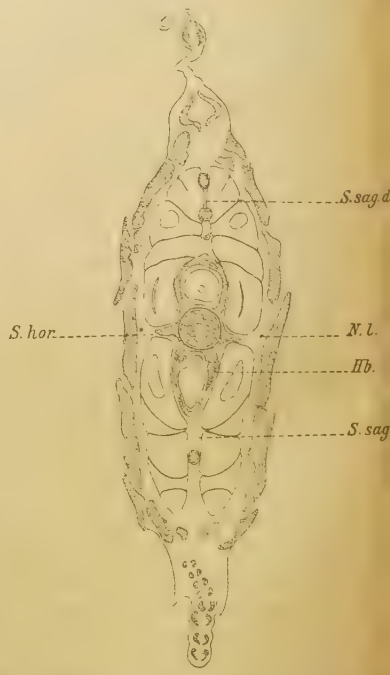
eine Form auf primitiver Stufe verharrt und einen Organisationsfortschritt nicht erreicht, den andere Arten erwarben. Ähnliche Fälle liegen ja in Menge vor. Hierher gehört das Fehlen von Knochenbildung am inneren Skelet der Selachier, der Mangel einer Wirbelkörperbildung am Achsenskelet der Dipnoer und der Knorpelganoiden u. s. w.

Fig. XX.



elus vulgaris. 7 cm. Querschnitt durch den Schwanz. 20/1. *S.sag.d* *v* dorsales und ventrales Sagittalseptum. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 73.

Fig. XXI.



Calamoichthys Calabaricus. Querschnitt durch den Schwanz. 19/1. *Hb* Hämalbogen. Sonstige Bezeichnung wie in Fig. XX.

Die Rückbildung der oberen Rippe bei Salmo ist mir nur durch die Annahme begreiflich, dass sie mit dem Auftreten der schiefen Rückengräten in Zusammenhang steht.

Verständlicher dagegen ist es, warum die oberen Rippen der Selachier und Crossopterygier in der Schwanzregion schwinden. Der Querschnitt (Fig. XX und XXI) durch den Schwanz von Mustelus und Calamoichthys zeigt, dass hier die ventrale Muskulatur im Gegensatz zu ihrem Verhalten im Rumpf fest an die Wirbelsäule und ihre

ventralen Bogen angeschlossen ist, dass außerdem ihre beiden Hälften innig mit einander durch das ventrale Sagittalseptum (*S.sag.v*) zusammenhängen. Dieses ganze Verhalten giebt der gesammten Muskulatur einen viel festeren Halt, als ihr am Rumpf zukam und erklärt damit das Fehlen weiterer Befestigungsapparate, also dasjenige der oberen Rippen.

Wenn wir jetzt den dritten Theil unserer Arbeit abschließen, so geschieht es in dem Bewusstsein, dass in ihm gerade erst der Anfang einer Klärung der einschlägigen Fragen gemacht worden ist. Zunächst konnte nur ein verhältnismäßig kleiner Kreis von Arten untersucht werden. Dann bewegen wir uns auf einem Gebiet der Morphologie, das nur bei eingehender Berücksichtigung der physiologischen Verhältnisse behandelt werden kann, und doch fehlen vor der Hand gerade hier genauere Kenntnisse. Endlich haben wir vielfach mit Faktoren zu thun, die sich einer exakten Beurtheilung entziehen: Der specielle Charakter der Organismen, wenn ich so sagen darf, macht sich überall dort geltend, wo Veränderungen eintreten und beherrscht das Maß und die Richtung der Umbildung.

Allgemeineres Interesse beanspruchen aber die berührten Fragen dadurch, dass sie mit der Geschichte der Stammesmuskulatur auf das innigste verknüpft sind. Das Problem, das sich hier in erster Linie darbietet, betrifft die Entstehung der Scheidung der Rumpfmuskulatur in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt durch das horizontale Septum, das ja eine relativ späte Erwerbung in der Wirbelthierreihe darstellt (Rabl). Es gehört ein umfassenderes Material dazu, als mir zu Gebote steht, um diese Frage in Angriff zu nehmen. Das Vorhandensein embryologischen Materials gerade von den hierfür wichtigsten Formen, von Dipnoern und Ganoiden, in den Händen verschiedener Forscher, lässt einen Fortschritt unserer Erkenntnis auch in dieser Richtung erhoffen.

Den 24. Mai 1895.

Litteraturverzeichnis.

I. F. M. Balfour and W. N. Parker, On the Structure and Development of Lepidosteus. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. CLXXIII. Part II. London 1882.

II. F. M. Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

III. G. Baur, Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. Nr. 4. Jena 1894.

IV. C. Bruch, Vergleichend-osteologische Mittheilungen. III. Über eigenthümliche Anhänge der Fischwirbel. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XI. Heft 2. Leipzig 1862.

V. L. Dollo, Sur la Morphologie des Côtes. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. T. XXIV. pag. 1. Paris 1892.

VI. —— Sur la Morphologie de la Colonne vertébrale. Ibidem. T. XXV. pag. 1. Paris 1893.

VII. C. Gegenbaur, Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus, mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. Bd. III. Leipzig 1867.

VIII. —— Einige Bemerkungen zu Goette's »Entwicklungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere«. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. Heft 2. Leipzig 1876.

IX. A. Goette, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XV u. XVI. Bonn 1878 und 1879.

X. B. Grassi, Lo sviluppo della colonna vertebrale ne' pesci ossei. Atti della R. Accademia dei Lincei 1882—1883. Roma 1883.

XI. C. Hasse und G. Born, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zoolog. Anzeiger. II. Jahrgang. Nr. 21. Leipzig 1879.

XII. B. Hatschek, Die Rippen der Wirbelthiere. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft auf der dritten Versammlung. Ergänzungsheft zu: Anat. Anzeiger. IV. Jena 1889.

XIII. August Müller, Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. Jahrgang 1853. Berlin.

XIV. Johannes Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.

XV. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Fortsetzung. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX. Heft 1. Leipzig 1892.

XVI. C. Scheel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrbuch. Bd. XX. Heft 1. Leipzig 1893.

XVII. R. Wiedersheim, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren, auch für die Textabbildungen, geltende Bezeichnungen.

Tafel XIII—XVI.

A.interv Arteria intervertebralis,
Ao Aorta,
B Basalstumpf- resp. Basalstumpfanlage,
B-R Basalstumpf-Rippenanlage,
Ch Chorda dorsalis,
Ch-Sch Chordascheide,
El Tunica elastica der Chorda,
G Spinalganglion,
L ventrale Längsleiste } der Wirbel-
L' dorsale Längsleiste } säulenanlage,
M Muskulatur,
M.sp Medulla spinalis,
N Neuralbogen,
N.l Nervus lateralis,
O.R obere Rippe resp. Anlage,
Plb Pleuralbogen (= untere Rippe) resp. Anlage,
R Rippe resp. Rippenanlage,
S Myoseptum,
S.hor Septum horizontale,
Spn Spinalnerv,
S.trsv.d u. *v* Septum transversale dorsale und ventrale,
V.card Vena cardinalis,
V.caud Vena caudalis,
V.interv Vena intervertebralis.

Sämmtliche Figuren sind mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparats entworfen.

In Fig. 1—6 sowie 14 ist der Knorpel blau gehalten.

Fig. 1. *Calamoichthys Calabaricus.* Querschnitt. Laterales Ende einer oberen Rippe (*O.R*). 60/1. *K* Knochenplatte des Hautpanzers.

Fig. 2. *Acanthias vulgaris.* Rippen-Basalstumpfverbindung. 45/1. *a* peripherisches, gelenkkapselähnliches Band zwischen Basalstumpf (*B*) und Rippe (*R*). *b* locker gefügtes Zwischengewebe. Die verkalkten Theile der Rippe und des Basalstumpfes sind braun gehalten.

Fig. 3. *Salmo fario.* 2,4 mm. Schwanzanfang. Horizontaler Längsschnitt, ventral von der Chorda. 160/1. *P.sp* Querschnitt des Processus spinosus des letzten Pleuralbögen (*Plb*) tragenden Hämalbogens. *S.sag.v* ventrales Sagittalseptum.

Fig. 4. *Monacanthus fronticinctus.* Querschnitt. 230/1. Ende des Basalstumpfes (*B*) mit Anfangstheil der sogenannten Seitengräte (*O.R*). Knochengewebe braun.

Fig. 5. *Salmo fario.* Querschnitt. 160/1. Obere Rippe (Cartilago intermuscularis BRUCH's) (*O.R.* in ihrer Lage an der Kreuzung des Horizontalseptums (*S.hor*) und des Transversalseptums (*S.trsv.d* und *v*).

Fig. 6. *Clupeide* (*Engraulis*?). Querschnitt. 160/1. Rest der oberen Rippe (Cartilago intermuscularis BRUCH's) (*O.R*). Zur Orientirung vergleiche Fig. XII pag. 58. *Gr* Seitengräte. *A* Septum zwischen dem Muskel der Seitenlinie (links) und der Hauptmasse der Rumpfmuskulatur (rechts).

Fig. 7. *Mustelus vulgaris.* 23 mm. Querschnitt. 100/1. *A* Verbindung der ventralen Leiste (*L*) mit dem Gewebe der Transversalsepten. Rechts ist das Verhalten der Leiste vor resp. hinter dieser Verbindung dargestellt.

Fig. 8. *Mustelus vulgaris.* 21 mm. Horizontaler Längsschnitt durch die ventrale Leiste (*L*). Basalstumpf-Rippenanlage (*B-R*) und ihr Verhalten zum transversalen Septum (*S*). Die Chorda (*Ch*) zeigt hier keine Abgrenzung nach rechts, da der Schnitt nur den ventralen Theil der Chorda getroffen hat und folglich ihre Hülle schief durchschneidet (vgl. Fig. 7).

Fig. 9. *Mustelus vulgaris.* 35 mm. Horizontaler Längsschnitt im Niveau der ventralen Leisten (*L*). 108/1. Diese hier bereits segmentirt. Der Schnitt ist nicht genau horizontal. Die Chordascheide (*Ch-Sch*) ist nicht scharf begrenzt, die Elastica nicht sichtbar, da beide schief durchschnitten (s. Erklärung zu Fig. 8).

Fig. 10. *Mustelus vulgaris.* 48 mm. Horizontaler Längsschnitt durch das Niveau der ventralen Leisten (*L*). 130/1. In den ventralen Theilen derselben bereits hyaline Grundsubstanz (hellbraun gehalten). Dasselbe im Bereich der Rippen (*R*). *a* in der Entwicklung zurückgebliebener Theil der Basalstumpf-Rippenanlage.

Fig. 11. *Mustelus vulgaris.* 48 mm. Querschnitt durch die Basalstumpf-Rippenanlage in den vorderen Theilen des Rumpfes. 160/1. Bezeichnung s. Erklärung zu Fig. 10.

Fig. 12. *Mustelus vulgaris.* 48 mm. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 11. Querschnitt durch die Anlage der (rudimentären) vorletzten Rippe (*R*). 160/1. Die Chordascheide (*Ch-Sch*) und Muskulatur (*M*) nicht ausgeführt. *b* Bindegewebe zwischen Rippe und Basalstumpf (*B*).

Fig. 13. *Mustelus vulgaris.* 70 mm. Querschnitt durch einen Wirbel. 69/1. *a* Verbindungsstelle zwischen Basalstumpf (*B*) und Rippe (*R*). *N* Neuralbogen (nicht vollständig getroffen).

Fig. 14. *Mustelus vulgaris.* 70 mm. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 13. Querschnitt. Verbindung zwischen Basalstumpf (*B*) und Rippe (*R*) stark vergrößert. 290/1. Hämatoxylinpräparat. Hyaline Knorpelgrundsubstanz blau gehalten. *a* s. bei Fig. 13.

Fig. 15. *Pristiurus melanostomus.* 24 mm. Querschnitt durch die Basalstumpf-Rippenanlage. 290/1. *a* in der Entwicklung zurückgebliebenes Stück der einheitlichen Basalstumpf-Rippenanlage, der späteren Abgliederungsstelle entsprechend. Bereich der hyalinen Grundsubstanz hellbraun.

Fig. 16. *Pristiurus melanostomus.* 34 mm. Querschnitt durch die Basalstumpf-Rippenanlage, Rumpfmitte. 270/1. Die Anlage durchweg hyalinknorplig. Knorpelgrundsubstanz an der späteren Abgliederungsstelle (*a*) geringer entwickelt.

Fig. 17. *Pristiurus melanostomus.* 34 mm. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 16. Querschnitt durch die vorletzte Schwanzrippe. 250/1. Chordascheide (*Ch-Sch*) nicht ausgeführt. *a* s. Erklärung zu Fig. 15 und 16.

Fig. 18. *Torpedo ocellata.* 15 mm. Querschnitt. Rumpfmitte. 100/1. Die laterale Urwirbellamelle ist eben im Begriff sich aufzulösen. *M* mediale Urwirbellamelle mit einer dicken Lage von Muskelfibrillen. *A* Zellen-

brücke zwischen dem skeletoblastischen Gewebe in der Umgebung der Chorda und den Transversalsepten. *b* WOLFF'scher und MÜLLER'scher Gang.

Fig. 19. *Salmo salar*. 55. Tag. Querschnitt. 210/1. Basalstumpf (*B*) und Anlage der unteren Rippe (Pleuralbogen) (*Plb*) des nächst vorderen Wirbels. *C* Bindegewebe an der Innenfläche der ventralen Muskulatur (*M*). *W.g* WOLFF'scher Gang.

Fig. 20. *Salmo fario*. 24 mm. Querschnitt. 290/1. Hyaline Knorpelgrundsubstanz hellbraun. Einheit des Basalstumpfes (*B*) und des Pleuralbogens (*Plb*). *a* spätere Abgliederungsstelle, markirt durch geringere Entwicklung der Knorpelgrundsubstanz. *K* Knochenbelag des Pleuralbogens.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Die Homologieverhältnisse der Fischrippen.

Einleitung 3
a. Die Rippen der Crossopterygier 6
b. Die Rippen der Selachier 11
c. Die Rippen der Teleostier 16
Schluss 23

II. Die Entwicklungsgeschichte der Rippen.

Einleitung 24
a. Die Entwicklung der oberen Rippen 26
1) Selachier 26
2) Teleostier 40
b. Die Entwicklung der unteren Rippen 42
c. Die Ursachen für die Abgliederung der Rippen 48

III. Die Beziehungen zwischen den Rippen u. der Stammesmuskulatur.

Einleitung 50
a. Die Rückbildung von unteren Rippen 51
b. Das Fehlen von oberen Rippen 69
Schluss 71
Litteraturverzeichnis 72
Erklärung der Abbildungen 73

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1.
Calamoichthys
60 /1

Fig. 2. *Acanthias* 75 /1

Fig. 3.
Forelle
160 /1

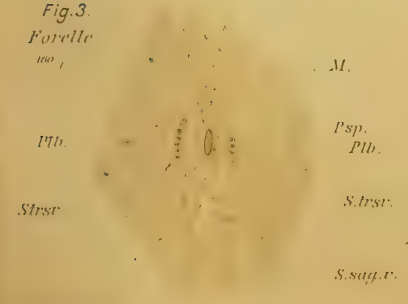


Fig. 4.
Monacanthus
230 /1

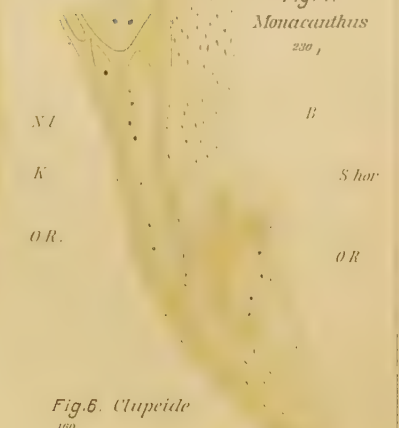


Fig. 6. *Clupeide*
160 /1

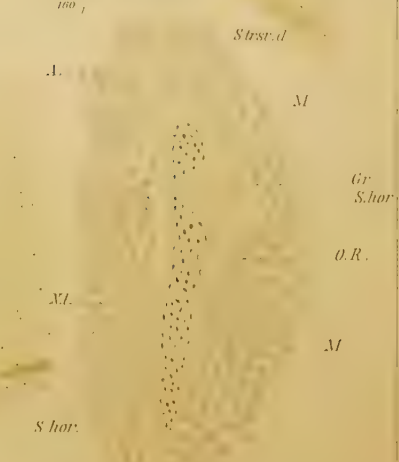
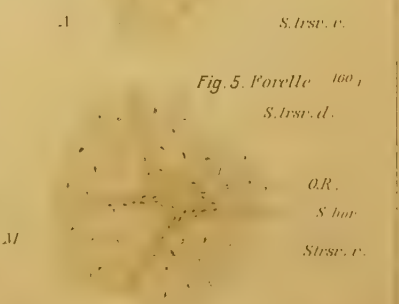


Fig. 5. *Forelle* 160 /1



STANFORD LIBRARY

Fig. 8.
Mustelus. 21mm.

Fig. 9.
Mustelus. 35mm. 108/1

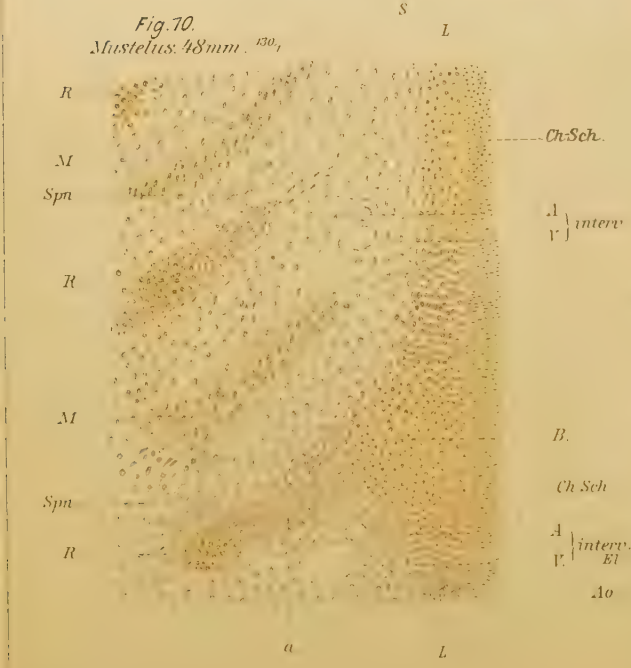


Fig. 10.
Mustelus. 48mm. 130/1

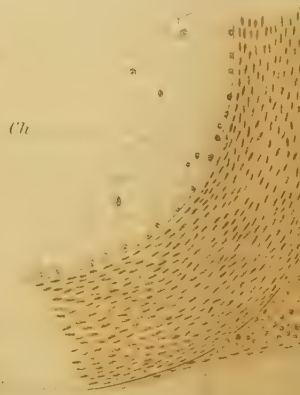
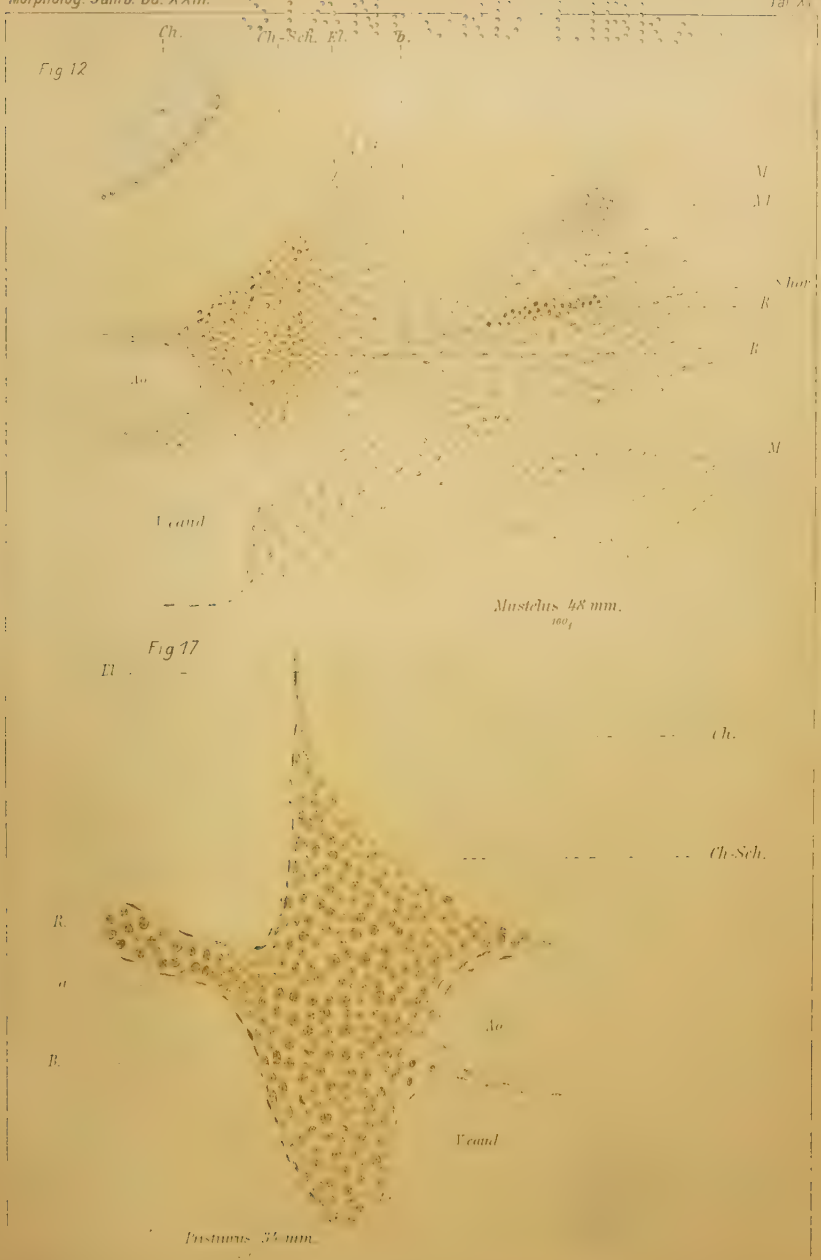


Fig. 11.
Mustelus. 48mm. 164/1

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

STANFORD LIBRARY


Ch.
Ch-Sch.
Fig 12
M
R
Ao
Veaud
Mastelus 48 mm.
Fig 17
Ch.
Ch-Sch.
R.
Ao
Veaud
Prstinus 34 mm.

STANFORD LAW

STANFORD LIBRARIES

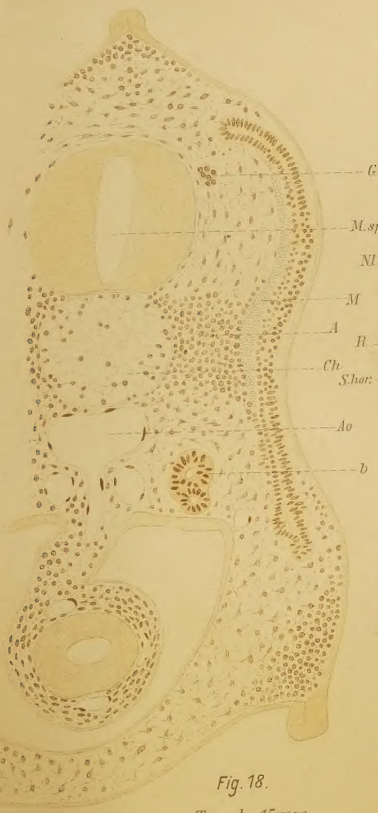


Fig. 18.

Torpedo 15 mm.

100/1

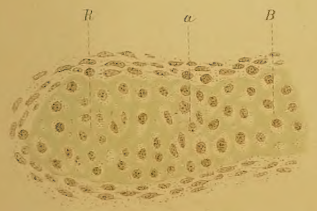


Fig. 14. Mustelus 70 mm.

290/1

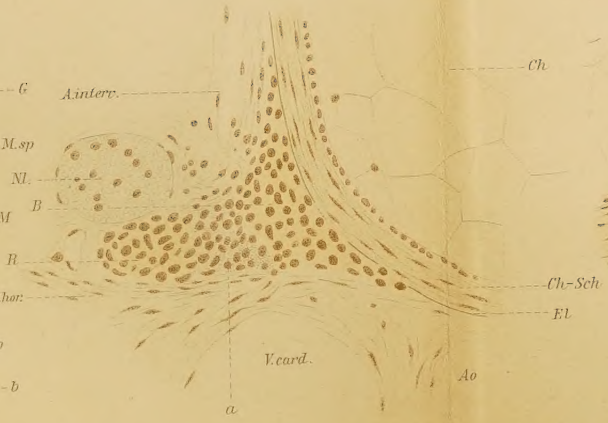


Fig. 15. Pristiurus 24 mm.

290/1

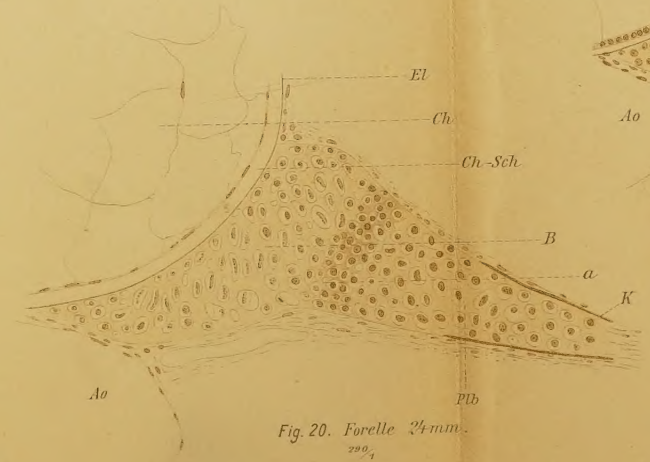


Fig. 20. Forelle 24 mm.

290/1

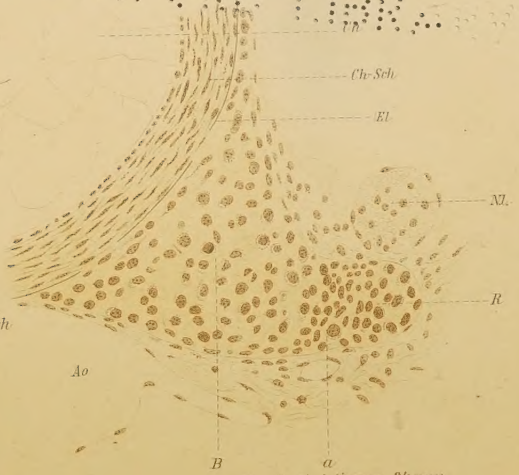


Fig. 16. Pristiurus 34 mm.

270/1

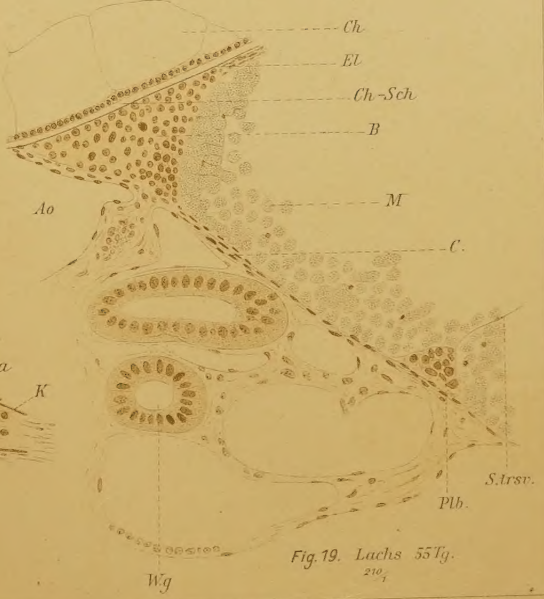


Fig. 19. Lachs 55 Tg.

210/1

E. Göppert. del.

Verlag von Wilh. Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. C. Adam & Co. Leipzig